

**Akustische
Kommunikationssysteme
catarrhiner Primaten:
Vergleichende Untersuchungen
am Modell der simischen
Primatenfauna Südindiens**

Gottfried Hohmann

Disbui. München

1989



Digitized by the Internet Archive
in 2026

**Akustische Kommunikationssysteme catarrhiner Primaten:
Vergleichende Untersuchungen am Modell der simischen
Primatenfauna Südindiens.**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
Vorgelegt der Fakultät für Biologie an der
Ludwig-Maximilians-Universität München
von
Gottfried Hohmann

München 1988

1. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Neuweiler
 2. Berichterstatter: Prof. Dr. I. Eibl-Eibesfeldt
- Sondergutachter : Prof. Dr. D. Ploog

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Januar 1989

DISSERTATIONS- UND FOTODRUCK FRANK GmbH
8000 München 2, Gabelsbergerstr. 15, Tel. 288663

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1.0 Einleitung	1
1.1 Die simische Primatenfauna Südindiens	10
2.0 Material und Methoden	20
2.1 Untersuchungsgebiet und Beobachtungsmaterial	20
2.2 Beobachtungsmethode	23
2.3 Erfassung und Klassifikation des Lautrepertoires	25
2.4 Aufnahme- und Analysetechnik	27
2.5 Kalkulation der relativen Häufigkeitsverteilung	27
2.6 Untersuchung demographischer Merkmale	28
2.7 Terminologie	30
2.8 Altersklassifikation	34
2.9 Erläuterung häufig verwendeter Abkürzungen	35
3.0 Untersuchungen und Ergebnisse	36
3.1 Strukturanalyse	36
3.1.1 Macaca silenus und M.radiata	36
3.1.2 Alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede	48
3.1.3 Presbytis johnii und P.entellus	50
3.1.4 Alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede	62
3.2 Ermittlung der relativen Häufigkeitsverteilung	64
3.2.1 Macaca silenus und M.radiata	64
3.2.2 Presbytis johnii und P.entellus	71
3.3 Demographische Merkmale im Vokalverhalten	75
3.3.1 Macaca silenus und M.radiata	77
3.3.2 Presbytis johnii und P.entellus	84
3.3.3 Diversitätsberechnungen	88

4.0	Zusammenfassende Ergebnisdarstellung	98
4.1	<i>Macaca silenus</i>	98
4.2	<i>Macaca radiata</i>	100
4.3	<i>Presbytis johnii</i>	101
4.4	<i>Presbytis entellus</i>	102
5.0	Diskussion	104
5.1	Vergleich von <i>Macaca silenus</i> und <i>M. radiata</i>	105
5.2	Vergleich von <i>Presbytis johnii</i> und <i>P. entellus</i>	123
5.3	Phylogenetische Entwicklungstendenzen der vokalen Kommunikationssysteme subhumaner Primaten	134
6.0	Zusammenfassung	146
	Literaturverzeichnis	149
	Seitenangabe zu Abbildungen und Tabellen	165
	Anhang	170

1.0 Einleitung:

Die Ordnung Primates umfaßt etwa 200 Arten, die in den äquatornahen Regionen Asiens, Afrikas und Lateinamerikas beheimatet sind. Von wenigen Ausnahmen abgesehen leben Primaten in individualisierten, gemischtgeschlechtlichen Sozialverbänden. Größe, Zusammensetzung und Stabilität dieser Gruppen können je nach Art oder Populationszugehörigkeit beträchtliche Unterschiede aufweisen (CROOK, 1970; VOGEL, 1975a). Vergleiche der verschiedenen Organisationsformen der rezenten Primatenarten lassen auf eine kontinuierliche Zunahme der Sozialisation im Verlauf der Primaten-Evolution schließen (VOGEL, 1975b). Während viele der nachtaktiven Halbaffenarten noch solitär leben, entwickelten höhere Primatenarten Organisationsformen, wie sie auch für frühe Hominidenstämme angenommen werden (ANGST & KUMMER, 1975; JOLLY, 1975). Als Gründe für das Zustandekommen sozialer Verbände werden verbesserter Schutz vor Feinden (VAN SCHAIK, 1985), sexuell motivierte Paarbildung (KUMMER, 1975; EIBL-EIBESFELDT, 1984;) sowie interspezifische Nahrungskonkurrenz (TERBORGH, 1983; WASER, 1987) angenommen. Eine der wichtigsten Voraussetzungen für das Funktionieren einer sozialen Organisation ist die Kommunikation (ANGST, 1974).

Entsprechend ihren sinnesphysiologischen Perzeptionsmechanismen haben Primaten unterschiedliche Kommunikationssysteme entwickelt. Die Struktur und Funktion chemischer Signale wurde erst in den letzten Jahren genauer untersucht (EPPLE, 1986). Viele Halbaffen und Neuweltaffen zeigen ein auffälliges Markierverhalten, bei dem Drüsensekrete oder Urin auf den eigenen Körper oder

markante Geländepunkte appliziert werden. Nach ZELLER (1987) werden Duftmarken bei den Halbaffen (Prosimiae) vorwiegend für die Erkennung der Gruppenzugehörigkeit, Alarmierung vor Raubfeinden und Reviermarkierung eingesetzt. Darüberhinaus spielen olfaktorische Signale bei allen Primaten im Sexualverhalten eine große Rolle (EISENBERG, 1976; MITCHELL, 1979). Der gänzliche Verlust eines unbehaarten, drüsenreichen Rhinariums bei allen simischen Primaten deutet auf eine regressive Entwicklung dieses Kommunikationssystems im Verlauf der Primatenevolution hin (ANKEL, 1970).

Eine gegenläufige Entwicklungstendenz zeigt sich hingegen beim optischen Sinn. Die teilweise Überkreuzung der Sehnerven ermöglicht eine dreidimensionale Repräsentation der optischen Sinnesindrücke und wird als phylogenetische Anpassung an einen reich strukturierten Lebensraum sowie die arboreale Lebensweise der Primaten verstanden (ANKEL, 1970; VOGEL, 1975 a). Während bei vielen Halbaffen Farbrezeptoren fehlen oder nur vermindert ausgebildet sind, verfügen alle höheren Primaten über eine gut ausgebildete Farbwahrnehmung (DEVALOIS & JACOBS, 1971). Laboruntersuchungen verschiedener Neuweltaffenarten (Platyrrhini) weisen auf beträchtliche intraspezifische Variabilität bezüglich der Empfindlichkeit im kurzwelligen Bereich hin (JAKOBS, 1981). Das Farbsehvermögen der Altweltaffen stimmt hingegen mit dem des Menschen weitgehend überein (DEVALOIS et al, 1974; OYAMA et al, 1979). Kontrastreiche Fell- und Hautfärbung sowie ein umfangreiches Repertoire an gestischen und mimischen Ausdrucksbewegungen weisen auf die kommunikative Bedeutung optischer Signale für die innerartliche Verständigung hin (VAN HOOFF, 1962; REDICAN, 1975).

Den perzeptiven Leistungen entsprechend kommt neben der visuellen der akustischen Kommunikation bei Primaten eine besondere Bedeutung zu. Bei fast allen Arten übertrifft der Hörbereich den des Menschen (MASTERTON et al, 1969). Artvergleichende Untersuchungen lassen auch hier deutliche Unterschiede erkennen. Während der Hörbereich verschiedener Halbaffenarten (*Tupaia glis*, *Galago senegalensis*) ein Frequenzspektrum von mehr als 60 kHz umfaßt (HEFFNER et al, 1969), liegt die Hörgrenze von Makaken (*Macaca fascicularis*, *M.nemestrina*) bei etwa 45 kHz (STEBBINS et al, 1966). Die Hörkurve von Schimpansen (*Pan troglodytes*) nähert sich schließlich asymptotisch der des Menschen (FARRER & PRIM, 1965). Diese Befunde deuten darauf hin, daß im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung der Primaten ein Empfindlichkeitsverlust im Bereich hoher Frequenzen stattgefunden hat. Eine im Vergleich zum Menschen erhöhte Sensibilität im Bereich niedriger Frequenzen findet sich bei einigen hochentwickelten Altweltaffenarten (STEBBINS, 1971; BROWN & WASER, 1984).

Betrachtet man die Frequenzspektren natürlicher Affenlaute, dann findet man, daß bei allen Signalen die Grundfrequenz in der Regel deutlich unterhalb 16 kHz angesiedelt ist. Bei Lauten der Grünen Meerkatze (*Cercopithecus aethiops*) fand STRUHSACKER (1967) noch harmonische Oberfrequenzen im Bereich von über 20 kHz. Verständigung mittels akustischer Signale, deren Grundfrequenz im Ultraschallbereich liegt konnte bisher nur für einige Halbaffenarten nachgewiesen werden (ZIMMERMANN, 1981; CHERRY et al, 1987).

Wie diese Beispiele zeigen, läßt sich sowohl im Hinblick auf die sozialen Organisationsformen als auch im Bezug auf die für die

Kommunikation relevanten Sinnesleistungen eine klare Entwicklungstendenz erkennen, die in vielen Fällen eine lückenlose Verbindung zwischen subhumanen Primaten und Homo sapiens herstellt.

Seit dem Beginn der Erforschung der Kommunikation subhumaner Primaten konzentrierte sich das Interesse in besonderem Maße auf das phonetische System. Dank der technischen Entwicklungen im akustischen Bereich konnte das Lautrepertoire einer Art quantitativ erfaßt und anhand meßbarer Kriterien wie Zeit, Frequenz und Amplitude exakt beschrieben werden.

Im Hinblick auf die enge phylogenetische Verwandtschaft zwischen den rezenten Primaten und Homo sapiens erhoffte man sich aus dem Studium der vokalen Kommunikation subhumaner Primaten wichtige Hinweise auf die Evolution der verbalen Kommunikation (LANCASTER, 1968).

Vermutete man lange Zeit, daß sich die Vokalisation nichtmenschlicher Primaten auf den Ausdruck der momentanen emotionalen Gestimmtheit des Sendertieres beschränkt, so vermitteln die Ergebnisse neuerer Labor- und Freilanduntersuchungen inzwischen ein sehr viel komplexeres Bild. Experimentelle Untersuchungen an Springtamarinen (*Callimico goeldii*) ergaben, daß innerhalb eines Lautkontinuums durch subtile Strukturvariationen gekennzeichnete Funktionskategorien unterschieden werden, Primaten also zur kategorialen Lautwahrnehmung befähigt sind (MASATAKA, 1983). Betrachteten ROWELL (1962), HALL & DEVORE (1965) und andere die Laute von Primaten im wesentlichen als Subsidien visuell wirksamer Ausdrucksbewegungen, konnten GOUZOULES et al (1984) durch

Verhaltensexperimente an Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) nachweisen, daß die, spezifische Verhaltensantworten anderer Gruppenmitglieder auslösende Information, allein in der Struktur der Schreilaute dieser Art codiert ist. ZOLOTH et al (1979) fanden bei Rotgesichtsmakaken (*Macaca fuscata*) Hinweise auf eine dem Menschen vergleichbare neuronale Differenzierungen bei der Lautperzeption (Hemisphärendominanz).

Wie diese Übersicht zeigt, weisen die Kommunikationssysteme nichtmenschlicher Primaten auf einigen Ebenen einen hohen Differenzierungsgrad auf. Kontinuierliche Entwicklungstendenzen die auf eine Höherentwicklung der vokalen Kommunikationssysteme subhumaner Primaten hinweisen, lassen sich daraus jedoch noch nicht ableiten. Dies mag zum einen daran liegen, daß bisher erst wenige Arten genauer untersucht wurden. Abweichende Arbeitsmethoden und unterschiedliche Analyseverfahren machen es schwer, die Ergebnisse der verschiedenen Studien miteinander zu vergleichen. Andererseits ist nicht auszuschließen, daß es sich bei den beschriebenen Merkmalsdifferenzen um adaptive Modifikationen handelt die die verschiedenen Artengruppen in Anpassung an soziale oder ökologische Veränderungen unabhängig voneinander entwickelt haben (KOEHLER, 1956). Diese Überlegung führt zu der Frage, welche Faktoren die Entwicklung des akustischen Kommunikationssystems beeinflußt haben könnten und in welche Richtung diese Entwicklung verlaufen ist. Beispiele dafür, welche Veränderungen einzelne Verhaltensweisen oder ganze Systeme im Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung erfahren haben, welche Mechanismen dafür verantwortlich waren und welchen Anpassungswert sie besitzen sind unter anderem in den Arbeiten von ANDREW



(1963), EIBL-EIBESFELDT (1984), LORENZ (1961) und TINBERGEN (1959) hinreichend beschrieben worden. Erstaunlicherweise fanden die Konzepte der vergleichenden Verhaltensforschung im Bereich der Primatenethologie nur wenig Beachtung. Welchen Wert artvergleichende Studien für das Verständnis von Funktion und Bedeutung sozialer Verhaltensweisen bei Primaten haben, zeigten unter anderem die Beobachtungen an Makaken (KAUFMAN & ROSENBLUM, 1966; ROSENBLUM & KAUFMAN, 1967) und Pavianen (KUMMER, 1968, 1975).

Die Entwicklung arborealer Regenwaldbewohner zu terrestrischen Primaten der offenen Landschaft war für die Evolution des Primatenverhaltens und die Hominisation von entscheidender Bedeutung (WASHBURN & JAY, 1968; ANGST & KUMMER, 1975). Ob die Vorläufer rezenter Cercopithecidae arboreal aktive Waldformen oder nicht doch, wie GAUTIER (1988) vermutet, terrestrische Savannenbewohner waren, ist nach wie vor unklar. Auch im Bezug auf die Hominidenevolution sind arboreale Formen als Schrittmacher durchaus denkbar (SUSMAN, 1987). In welche Richtung die stammesgeschichtliche Entwicklung auch geführt haben mag, sicher ist, daß die Anpassung an den neuen Lebensraum nicht nur Veränderungen hinsichtlich der Nahrungsökologie und Fortbewegung bewirkte, sondern auch einen Einfluß auf die Möglichkeiten der bi- und multidirektionalen Kommunikation haben mußte. Welche Veränderungen im Zuge dieser Entwicklung stattgefunden haben, können artvergleichende Untersuchungen an verwandten Spezies zeigen, deren Lebensweise in Bezug auf die soziale Organisation sowie Umweltanpassungen unterschiedliche Entwicklungsstufen der Primatenevolution repräsentieren.

Erste vergleichende Untersuchungen zur vokalen Kommunikation afrikanischer Colobusaffen (*Colobus guereza*, *C. badius*) und Meerkatzen (*Cercopithecus mitis*, *C. ascanius*) veranlaßten MARLER (1970, 1972, 1973) zu der Vermutung, daß Arten, die vegetationsreiche Lebensräume bewohnen, über ein Repertoire diskret strukturierter, d.h. strukturell klar voneinander abgrenzbarer Lautmuster verfügen, während die Signale der Bewohner offener Landschaften durch starke Strukturvariationen gekennzeichnet sind (graduierte Lautsysteme). Daß eine solche Diskriminierung erst auf der Perzeptionsseite möglich ist wurde dabei gänzlich vernachlässigt (SEBEOK, 1977). Wie unzureichend solch eindimensionale Erklärungsversuche für das Verständnis eines derart komplexen Kommunikationssystems sind ergaben weitere Untersuchungen an diesen und anderen Arten (WINTER, 1968; STRUHSACKER, 1967, 1975). Dennoch können aus vergleichenden Untersuchungen nah verwandter Arten, die sich hinsichtlich kritischer Merkmalskomplexe wie Sozialverhalten, Gruppenstruktur und ökologischer Anpassung deutlich voneinander unterscheiden, wichtige Hinweise auf die Entwicklung der vokalen Kommunikation erwartet werden. Vergleichende Analysen des Lautverhaltens von Schimpansen (*Pan troglodytes*) und Gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) ergaben ein hohes Maß an Übereinstimmung hinsichtlich der Struktur der Laute, ließen jedoch deutliche Unterschiede im vokalen Verhalten der beiden Arten erkennen (MARLER & TENAZA, 1977). Die überraschend hohe Konkordanz phonetischer Merkmale läßt auf eine enge phylogenetische Verwandtschaft beider Arten schließen, die Abweichungen im vokalen Verhalten könnten durch die unterschiedlichen Sozialformen beider Arten bedingt sein. Vergleichbare Ergebnisse

aus Untersuchungen afrikanischer Meerkatzen (*Cercopithecus* sp.) wurden von GAUTIER & GAUTIER-HION (1982) in ähnlicher Weise interpretiert. Diese beiden Untersuchungen unterschieden sich von den meisten bisherigen Arbeiten auf diesem Gebiet dadurch, daß sie (1) sowohl strukturelle als auch ethologisch relevante Faktoren berücksichtigten, (2) nahezu das gesamte Lautrepertoire in die Untersuchung einbezogen und (3) qualitative und quantitative Analysemethoden verwendeten.

Die aufnahmetechnisch sehr anspruchsvolle Studie von GAUTIER & GAUTIER-HION (1982) hatte den Nachteil, daß hier nicht alle Alters- und Geschlechtsgruppen der beiden Arten vertreten waren. Eine Art (*Cercopithecus pogonias*) war durch ein adultes Männchen, die andere (*C. ascanius*) durch ein erwachsenes Weibchen repräsentiert. Bei den Jungtieren handelte es sich um Hybride beider Arten.

MARLER & TENAZA (1977) bezogen ihr Material dagegen von wilden, in natürlichen Verbänden lebenden Schimpansen und Gorillas. Disparität herrschte allerdings hinsichtlich der Quellen der analysierten Daten. Das Material der Schimpansen stammte von sehr gut habituierten Gruppen, die MARLER selbst im Freiland beobachtet hatte. Die Vergleichsdaten hatte FOSSEY (1972) an nicht habituierten Gorillas gesammelt. Welche Abweichungen sich aus derartig unterschiedlichen Beobachtungssituationen ergeben können, zeigt ein Vergleich der Ergebnisse von FOSSEY mit denen von HARCOURT et al (1986).

Die vorliegende Arbeit hatte zum Ziel, vergleichbares Datenmaterial zur vokalen Kommunikation verschiedener Primatenarten zu sammeln und mit Hilfe qualitativer und quantitativer Methoden zu

analysieren. Anhand der Ergebnisse sollte geprüft werden, in welchen Bereichen Unterschiede auftreten und welche Determinanten dafür in Frage kommen. Um zu generalisierbaren Aussagen zu gelangen, erschien es erforderlich, wenigstens Arten zweier verschiedener Gattungen in die Untersuchung einzubeziehen. Nur so war zu hoffen, neben art- und/oder gattungsspezifischen Merkmalen unter Umständen auch generalisierbare Tendenzen aufzudecken. Die jeweiligen Arten sollten vergleichbare Unterschiede hinsichtlich mehrerer Merkmalskomplexe aufweisen. Wichtig war außerdem, daß es sich dabei nicht um "Spezialisten", sondern um typische Vertreter der rezenten Primatenfauna handelt. Aus arbeitstechnischen Gründen war es wünschenswert, daß die prospektiven Studienobjekte möglichst nah beieinandergelegene Areale bewohnten. Ein Modell das alle wichtigen Voraussetzungen für die Bearbeitung dieses Themas bot, fand sich in Form der simischen Primatenfauna Südindiens.

1.1 Die simische Primatenfauna Südindiens:

Neben den zu den Halbaffen (Prosimiae) zählenden nachtaktiven Schlankloris (*Loris tardigradus*) kommen im südlichen Teil des indischen Subkontinents vier simische Primatenarten (Abb.1) vor: Hutaffen (*Macaca radiata*), Bartaffen (*M.silenus*), Graue Languren (*Presbytis entellus*) und Nilgiri Languren (*P.johnii*).

Die beiden letztgenannten Arten gehören zu den Schlankaffen (Colobinae), einer durch arboreale Lebensweise und vorwiegend folivore Diät gekennzeichneten Primatengruppe (NAPIER & NAPIER, 1967). Zu den charakteristischen Merkmalen aller Colobinae gehört neben der Reduktion des Daumens sowie fehlender Backentaschen ein mehrteiliger, gekammerter Magen, der dem Aufschluß der voluminösen, nährstoffarmen Blätternahrung dient (KUHN, 1964; SCHUTTLZ, 1986). Wie Freilandbeobachtungen gezeigt haben, existieren bei den meisten Schlankaffenarten innerhalb der gleichen Population neben heterosexuellen Gruppen sogenannte 'all-male bands', d.h. Verbände denen nur männliche Tiere angehören (VOGEL 1975 a). Auffälliges Merkmal neonater Schlankaffen ist eine deutlich von der erwachsener Tiere abweichende Fellfärbung (NAPIER & NAPIER, 1967). Anders als bei den meisten Altweltaffenarten beteiligen sich bei den Languren mehrere weibliche Gruppenmitglieder ('Tanten') an der Betreuung der Infantes.

Die arborealen Nilgiri Languren (*Presbytis johnii*), wegen ihrer tiefschwarzen Körperbehaarung oft auch als 'Schwarze Languren' bezeichnet, kommen ausschließlich in den südlichsten Ausläufern der Western Ghats, einer von Goa bis zum Cap Comorin reichenden Gebirgskette an der Südwestküste Indiens vor (Abb.2). Dort



Abb. 1: Die vier untersuchten Primatenarten *Macaca radiata* (links oben), *M. silenus* (rechts oben), *Presbytis entellus* (links unten) und *P. johnii* (rechts unten).



Abb. 2: Geographische Verbreitung der vier untersuchten Arten (Abbildung verändert nach ROONWAL & MOHNOT, 1977).

bewohnt die endemische Art natürliche Misch- und Regenwälder in Regionen oberhalb 500 Meter. Die 4 bis 18 Mitglieder zählenden Verbände bestehen, von wenigen Ausnahmen abgesehen, aus einem erwachsenen Männchen, mehreren adulten Weibchen und deren Nachwuchs (TANAKA, 1965; POIRIER, 1970 a). In diesen Gruppen nehmen die erwachsenen Männchen sowohl sozial als auch im Bezug auf ihre räumliche Position eine periphere Stellung ein, während die

Weibchen den sozialen Kern der Gruppe bilden (POIRIER, 1970 a). Die Reviere benachbarter Gruppen können teilweise überlappen (POIRIER, 1969), in der Regel finden sich jedoch exklusive Territorien, die durch unbesiedelte Waldstreifen oder Flußläufe von Nachbarrevieren getrennt sind (ROONWAL & MOHNOT, 1977; eigene Beobacht.). Werden heranwachsende Männchen nicht aus der Gruppe vertrieben, kommt es fast immer zur Teilung des Verbandes. Ausgestoßene Männchen leben entweder solitär oder schließen sich eingeschlechtlichen Banden an. POIRIER (1970 a) beobachtete temporäre Zusammenschlüsse ein- und zweigeschlechtlicher Gruppen, meist nomadisieren die Männchen-Banden jedoch zwischen den Territorien bisexueller Verbände.

Wie der Name bereits andeutet unterscheiden sich die Grauen Languren (*Presbytis entellus*) schon durch ihr äußeres Erscheinungsbild deutlich von der verwandten Art. Die geographische Verbreitung dieser Art reicht von China bis zur Südspitze Indiens und von Pakistan bis Sri Lanka (Abb.2). In diesem Gebiet bewohnt die Art ein weites Spektrum unterschiedlichster Biotope, einschließlich der Koniferenwälder an den Hängen des südlichen Himalaya, der Wüstenregion Rajasthans sowie die tropischen Wälder Südindiens und Sri Lankas. Darüberhinaus haben Graue Languren Kulturlandschaften ebenso besiedelt wie die Tempelbezirke und Bahnstationen der urbanen Ballungszentren. Größe und Struktur der Gruppen weisen z.T beträchtliche regionale Unterschiede auf (VOGEL, 1976; OPPENHEIMER, 1977). Während SUGIYAMA (1964) in Dharwar (Südwest-Indien) vor allem Ein-^{oo}-Gruppen vorfand, dominierten in der für diese Untersuchung beobachteten

Population Gruppen mit mehreren erwachsenen Männchen (Organisationstyp IV; VOGEL, 1975 a).

Obwohl die Tiere in waldigen Biotopen eher zu einer arborealen Lebensweise neigen, lassen bestimmte anatomische Merkmale eine deutliche Anpassung an eine quadrupede, terrestrische Lebensweise erkennen (SCHULTZ, 1986). Anders als bei den Nilgiri Languren stellen die Alpha-Männchen dieser Art den "focus of attention" (VOGEL, 1976), also das soziale Zentrum der Gruppe dar. Begegnungen zwischen benachbarten Gruppen verlaufen in der Regel friedlich, lösen aber bei den adulten Männchen häufig ritualisierte Angriffs- und Kampfgebärden aus (RIPLEY, 1967; SUGIYAMA, 1967; VOGEL, 1976). Im Gegensatz zu Nilgiri Languren zeigen die Grauen Languren Südindiens jedoch keine exklusiven Revieransprüche. Der geographische Überlappungsbereich beider Langurenarten ist auf die Osthänge der Western Ghats beschränkt. Freilandbeobachtungen in diesem Gebiet ergaben Hinweise auf temporäre interspezifische Assoziationen sowie Hybridisierung beider Arten (HOHMANN & HERZOG, 1985; CHELLAM, 1985; HOHMANN, im Druck).

Die phylogenetische Verwandtschaft beider Langurenarten konnte bis heute nicht hinreichend geklärt werden. Nach ALBRECHT (1978) weisen craniale Merkmale auf eine enge Verwandtschaft zwischen den Rotgesichtslanguren (*Presbytis johnii*, *P. senex*) und südostasiatischen Insellanguren (*Aygula-Melalophus*-Gruppe) hin. Welche Stellung *Presbytis entellus* dabei einnimmt ist jedoch unsicher. Der Pigmentverlust, anatomische Anpassungen an eine semiterrestrische Lebensweise und die unter Languren einzigartige ökologische Flexibilität können als adaptive Modifikationen neueren Ursprungs angesehen werden.

Die beiden anderen Primatenarten Südindiens gehören zur Gattung *Macaca*. Unspezialisierte, omnivore Ernährung sowie ökologische und soziale Flexibilität ermöglichten den Makaken eine unter den subhumanen Primaten beispiellose geographische Verbreitung, die nur von der des Menschen übertroffen wird (LINDBURG, 1980). Morphologische Unterschiede zwischen Neugeborenen und erwachsenen Tieren existieren, sind jedoch, mit Ausnahme einer Art (*Macaca arctoides*) weniger prominent als bei den Schlankaffen. Bei allen Arten erfolgt die Betreuung des Kindes während der ersten Lebensmonate vorwiegend durch die Mutter (HINDE, 1971). Bartaffen (*Macaca silenus*) unterscheiden sich in vieler Hinsicht von den anderen Vertretern der Gattung. Das Vorkommen der Art beschränkt sich ausschließlich auf die immergrünen Bergregenwälder der südindischen Western Ghats (WOLFHEIM, 1983). Während Makaken allgemein zu den terrestrischen und semiterrestrischen Primatenarten zählen (JOLLY, 1975), sind Bartaffen durch eine vorwiegend arboreale Lebensweise gekennzeichnet (PRATER, 1971). Berichte aus dem Freiland deuten darauf hin, daß bei *Macaca silenus* sowohl Gruppen mit wenigen Männchen ('age graded-male groups'; EISENBERG et al, 1972; Organisationstyp V, VOGEL, 1975 a) als auch Ein-♂-Gruppen (Organisationstyp II, VOGEL, 1975 a) vorkommen (JOHNSON, 1980; GREEN & MINKOWSKI, 1977; KUMAR, 1987). Ähnlich den Nilgiri Languren nehmen die männlichen Tiere dieser Makakenart innerhalb des Sozialverbandes eine periphere Position ein. Wie bei fast allen Makakenarten bestimmen matrilinear strukturierte Untergruppen ('Weibchen-Clans') die sozialen Aktivitäten der Gruppe (GREEN, 1978). Die selten mehr als 20 Mitglieder zählenden Trupps bewohnen Reviere, die mit denen von

Nachbargruppen überlappen können (KUMAR, 1987). Gruppenbegegnungen sind selten und verlaufen, je nach Ort des Zusammentreffens und Identität der Gruppen schwach agonistisch bis neutral (KUMAR & KURUP, 1985 a).

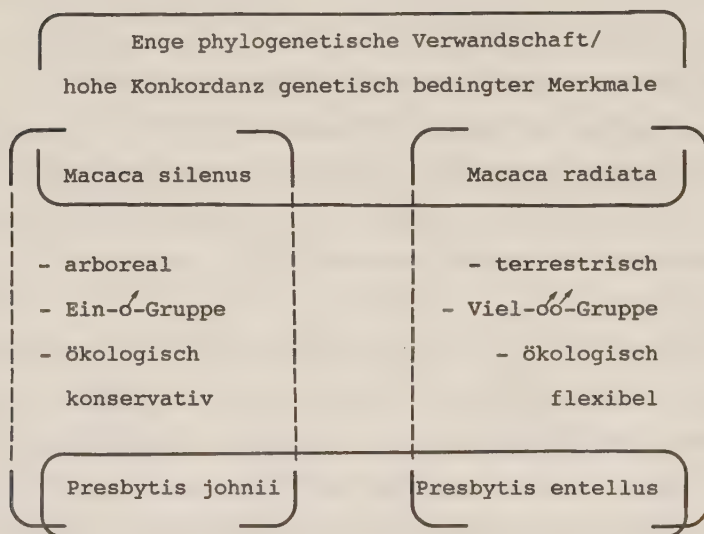
Im Gegensatz zu den Bartaaffen sind Hutaaffen (*Macaca radiata*) in den verschiedensten Naturwaldarealen Südindiens ebenso heimisch wie in Kulturlandschaften und menschlichen Siedlungen. Während die Gruppengröße je nach Lebensraum deutliche Schwankungen aufweisen kann (SINGH et al, 1984) stellten in allen untersuchten Populationen Viel--Gruppen (Organisationstyp VI, VOGEL, 1975 a) die typische Organisationsform dar (ROONWAL & MOHNOT, 1977). Je nach Habitat dominieren terrestrische oder mehr arbo-reale Lebensweise. Hohe Interaktionsraten, stabile Koalitionen und enge soziale Beziehungen zu jüngeren Gruppenmitgliedern gehören zu den charakteristischen Merkmalen der erwachsenen Männchen dieser Art (BRANDT et al, 1970; ALI, 1981). Zwischen benachbarten Gruppen herrscht eine hierarchische Rangordnung, wobei Revieransprüche auf den momentanen Aufenthaltsort der Gruppe beschränkt sind ("mobile territories", CHIVERS, 1979). In den Regenwaldgebieten der Western Ghats kommen beide Makakenarten vor, über interspezifische Assoziationen und Interaktionen ist nichts Näheres bekannt. Unter Berücksichtigung anatomisch/morphologischer, fortpflanzungsbiologischer, kariologischer und hämatologischer Kriterien kann davon ausgegangen werden, daß es sich bei *Macaca silenus* um den stammesgeschichtlich älteren Gattungsvertreter handelt (FOODEN, 1975, 1979; NOZAWA et al, 1975; CRONIN et al, 1980; DELSON, 1980).

Wie diese Übersicht zeigt, weisen die vier genannten Arten hinsichtlich ihres Sozialverhaltens, der sozialen Organisation der Gruppen wie auch in Bezug auf ihre ökologische Anpassung zum Teil beträchtliche Unterschiede auf. Inwieweit einige der beschriebenen Merkmale Ausdruck spezieller Adaptation an relativ aktuelle Biotopveränderungen darstellen, sei dahingestellt.

Die Arbeitsgrundlage bestand in der Annahme, daß die vier untersuchten Arten unterschiedliche Entwicklungsniveaus innerhalb der Ordnung Primates repräsentieren, die für die Evolution dieser Säugetiergruppe von entscheidender Bedeutung waren.

Definitionsgemäß ist bei den zur gleichen Gattung gehörenden Arten eine größere genetische Übereinstimmung erwartet als zwischen Arten unterschiedlicher Genera. Bei den beiden Makakenarten einerseits und den Langurenarten andererseits sollte sich demnach eine deutliche Konkordanz genetisch bedingter Merkmale finden. Hinsichtlich ihrer Lebensweise (arboreal/ terrestrisch), Gruppenorganisation (Ein-♂-Gruppe/ Viel-♂♂-Gruppe) sowie dem Grad ökologischer Anpassungsfähigkeit (gering/ flexibel) ergibt sich jedoch eine gänzlich andere Gruppierung: *Macaca silenus* und *Presbytis johnii* sind arboreale Regenwaldbewohner und stimmen sowohl in ihrer strengen Habitatpräferenz als auch der sozialen Organisation der Gruppen weitgehend überein. Die beiden anderen Arten, *Macaca radiata* und *Presbytis entellus* repräsentieren einen opportunistischen Primatentypus, der sich durch außergewöhnlich hohe soziale und ökologische Anpassungsfähigkeit auszeichnet. Trotz deutlicher anatomischer Unterschiede zeigen beide Arten eine starke Tendenz zur terrestrischen Lebensweise.

Unter Berücksichtigung dieser Merkmalskomplexe ergibt sich folgende Konstellation:



Die Zielstellung der vorliegenden Arbeit umfaßte:

- 1) Umfassende Charakterisierung der vokale Kommunikationssysteme der vier Arten.
- 2) Vergleich der verschiedenen Aspekte der Kommunikationssysteme innerhalb und zwischen den Gattungen.
- 3) Identifikationen möglicher Korrelationen zwischen vokaler Kommunikation und anderen Merkmalskomplexen;
- 4) Suche nach Determinanten die für die Ausbildung der beobachteten Merkmale verantwortlich sind.

Entsprechend dieser Zielsetzung beinhaltete das Arbeitsprogramm folgende Untersuchungsschritte:

- 1) Strukturanalyse der Laute anhand von Frequenz-Zeitdiagrammen;
- 2) Ermittlung der relativen Häufigkeit mit der die verschiedenen Lautmuster und Strukturvarianten auftreten;
- 3) Demographische Analyse des vokalen Verhaltens.

2.0 Material und Methoden:

2.1 Untersuchungsgebiet und Beobachtungsmaterial:

Von Dezember 1985 bis November 1987 wurden in Südindien Verhaltensbeobachtungen und Tonaufnahmen an freilebenden Gruppen der vier Primatenarten durchgeführt. Aufgrund der Erfahrungen einer früheren Pilotstudie (HOHMANN, 1984; HOHMANN & HERZOG, 1985) wurde als Standort für die Feldarbeiten ein in den 'Elefantenbergen' (Anaimalai) gelegenes Regenwaldareal (Varagaliyar shola, Bundesstaat Tamil Nadu) ausgewählt (Abb.3). Das etwa 12 km² große Primärwaldgebiet liegt in einem von Bergketten abgeschirmten Hochtal (ca 1000 über dem Meer) und stellt eines der wichtigsten Reservate für die extrem bedrohte Art *Macaca silenus* dar (SOUTHWICK & LINDBURG, 1986).

Durch vorausgegangenen Langzeitbeobachtungen zur Nahrungsökologie dieser Spezies (KUMAR, 1987) waren mehrere Bartaffengruppen bereits an die ständige Begleitung eines menschlichen Beobachters gewöhnt. Hutaffen und Nilgiri Languren kamen im gleichen Gebiet in großer Populationsdichte vor und wurden in die Untersuchungen einbezogen. Graue Languren und Nilgiri Languren konnten in der Nähe des etwa 20 km entfernt gelegenen Forststützpunktes ('Top Slip') beobachtet werden. Da wegen der starken Regenfälle während der ersten Monsunphase (Juni bis September) kontinuierliche Feldbeobachtungen in den Anaimalais nicht möglich waren, wurden die Arbeiten in dieser Zeit in den Ashambu Bergen (Abb. 3), den südlichsten Ausläufern der Western Ghats, fortgesetzt. Bereits bei einem früheren Aufenthalt hatte sich das Mundanthurai Wildlife Sanctuary (Tirunelveli Distrikt, Tamil

Nadu) als besonders günstiger Standort für Freilandbeobachtungen an Primaten erwiesen. Hier konzentrierten sich die Beobachtungen auf die beiden Langurenarten sowie Hutaffen, die in den ufernahen Galeriewäldern zweier Flußarme (Servalar, Tambiraparani) in hoher Populationsdichte vorkommen. In den höher gelegenen Regenwaldarealen bot sich zusätzlich die Möglichkeit für Vergleichsbeobachtungen an Bartaffen.

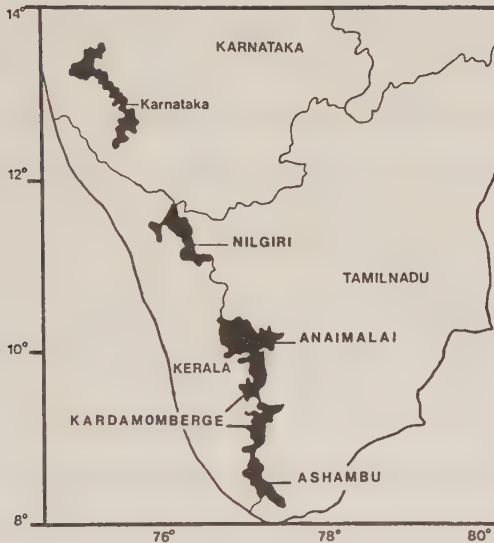


Abb. 3: Lage der Studiengebiete Anaimalai und Ashambu Hills im südlichen Teil der Western Ghats. Die schwarze Markierung bezeichnet die Ausdehnung der jeweiligen Wildreservate (Abbildung verändert nach KUMAR & KURUP, 1985 b).

Um ein möglichst repräsentatives Datenmaterial zu erhalten, wurden jeweils mehrere Gruppen der verschiedenen Arten habituiert. Die Gewöhnung erfolgte, indem der Beobachter einer bestimmten Gruppe während der gesamten Aktivitätsphase folgte. Dabei wurden keine Versuche gemacht, die von den Tieren tolerierte Fluchtdistanz zu unterschreiten. In dieser Phase begann die Beobachtung bevor die Gruppe den Schlafplatz der vergangenen Nacht verlassen hatte und endete erst nach Einbruch der Dunkelheit, wenn die Tiere alle Aktivitäten eingestellt hatten. Dieser Gewöhnungsprozess dauerte in der Regel mehrere Wochen und wurde als abgeschlossen erachtet, wenn das Erscheinen des Beobachters bei den Tieren weder Flucht noch Alarmierung auslöste. Zu diesem Zeitpunkt lag die Beobachtungsdistanz zwischen 10 und 20 Metern. Diese verringerte sich im weiteren Verlauf der Feldarbeit kontinuierlich, sodaß später auch Beobachtungen im Nahbereich möglich waren. Besondere Schwierigkeiten bei der Habituation ergaben sich nur bei den Gruppen der Hutaffen. Zwar akzeptierten diese oft schon nach wenigen Tagen die Anwesenheit des Beobachters, flüchteten jedoch, sobald dieser die Tonausrüstung mit sich führte. Um den Gewöhnungsprozess zu beschleunigen, wurde diesen Gruppen deshalb für begrenzte Zeit in unmittelbarer Nähe der im Feld platzierten Ausrüstungsgegenstände Futter (Linsen) geboten. Sobald die Tiere Beobachter und Ausrüstung tolerierten, wurde die Fütterung eingestellt. Tonaufnahmen, die während der Zeit der Gewöhnung aufgezeichnet wurden, blieben bei der Auswertung dieser Untersuchung unberücksichtigt. Bei allen Beobachtungsgruppen handelte es sich um gemischtgeschlechtliche, reproduzierende Sozialverbände. Geburten, Todesfälle und Migration

einzelner Mitglieder führten im Beobachtungszeitraum zu Veränderungen von Zusammensetzung und Größe aller Beobachtungsgruppen. Angaben über Größe und Zusammensetzung der Beobachtungsgruppen finden sich in Tab.1.

Tab. 1: Zusammensetzung der Beobachtungsgruppen von *Macaca silenus* (MS), *M.radiata* (MR), *Presbytis johnii* (PJ) und *P.entellus* (PE) bei Beobachtungsbeginn:

Art	A ♂	A ♀	S ♂	S ♀	J ♂	J ♀	I ♂	I ♀
MS-1	1	6	1	1	2	3	2* 1**	-* 3**
MS-2	2	5	1	2	3	3	1 -	2 3
MR-1	6	11	2	2	12	10	3 7	6 4
MR-2	5	7	3	2	8	4	3 3	4 3
PJ-1	1	4	-	-	-	1	- 2	- 2
PJ-2	2	4	1	1	3	1	1 -	1 1
PE-1	3	9	2	6	8	8	? 5	3 4
PE-2	3	7	-	2	5	5	? ?	4 2

A= adult, S= subadult, J= juvenil, I= infant;

*= Geburtsjahr 1986, **= 1987.

2.2 Beobachtungsmethode:

Nach Abschluß der Gewöhnungsphase begann die systematische Datensammlung. Zu diesem Zeitpunkt konnten die meisten Gruppenmitglieder sicher identifiziert werden. Alle identifizierten Tiere erhielten Namen deren Anfangsbuchstaben bei der Protokollierung der Verhaltenssequenzen verwendet wurden. Um Überrepräsentation einzelner Gruppen zu vermeiden, wurde bei der Materialsammlung ein turnusmäßiger Wechsel angestrebt, bei dem die

jeweilige Gruppe mindestens an drei, höchstens an fünf aufeinanderfolgenden Tagen beobachtet wurde. Für den Wechsel zwischen den Arten wurde in ähnlicher Weise verfahren. Die tägliche Feldarbeit (Verhaltensbeobachtung, Tonaufzeichnung) konzentrierte sich auf die Hauptaktivitätsphase der Tiere (6.00 bis 18.00 Uhr) und wurden durch gelegentliche Nachtbeobachtungen ergänzt.

Unentbehrliches Hilfsmittel für die Freilandbeobachtungen war ein Taschenfernglas (LEITZ-Trinovit, 10x25). Alle Verhaltensbeobachtungen wurden entweder als Sprechprotokoll auf Band festgehalten oder in kodierter Form notiert. Im Anschluß an die tägliche Feldarbeit wurden schriftliche Tonbandprotokolle mit ausführlichen Kontextbeschreibungen des aufgezeichneten Lautgeschehens angefertigt. Weitere Informationen über aktuelle Veränderungen der Beobachtungsgruppen wurden separat notiert.

Als Grundlage für die Verhaltensbeschreibung diente ein für Verhaltensbeobachtungen von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) entwickelter numerisch kodierter Verhaltenskatalog (HOPF, 1972), der sich in modifizierter Form bereits bei früheren Freilandbeobachtungen an *Macaca silenus* und *Nasalis larvatus* bewährt hatte. Dieser enthielt 15 häufig auftretende Verhaltensmuster und wurde im Verlauf der Freilandarbeiten geringfügig erweitert. Die Kombination aus Zahl (Interaktionsform) und Ziffer (Identität der Interaktionspartner) erlaubte auch bei Verhaltensabläufen mit raschen Richtungswechseln eine präzise und annähernd zeitsynchrone Protokollierung.

2.3 Erfassung und Klassifikation des Lautrepertoires:

Während das Lautrepertoire von *Macaca silenus* bereits in einer früheren Studie beschrieben wurde (HOHMANN & HERZOG, 1985), lag vergleichbares Material für die anderen drei Arten nur in begrenztem Umfang vor. Über Struktur und Funktion einiger Laute von *Presbytis entellus* berichtete VOGEL (1973, 1976). POIRIER (1970 b) lieferte eine Beschreibung des Lautverhaltens von *Presbytis johnii*, aus der sich jedoch keine Anhaltspunkte auf die physikalische Struktur der Laute ergab. HORWICH (1976) untersuchte die Rufaktivität, HERZOG & HOHMANN (1984) die physikalische Struktur der Distanzrufe dieser Art. Obwohl das Sozialverhalten der Südindischen Hutaaffen Gegenstand zahlreicher Labor- und Freilanduntersuchungen war (z.B. SIMONDS, 1965; ROSENBLUM & KAUFMAN, 1967; SUGIYAMA, 1971; GLICK, 1980; SILK, 1988), beschränkten sich die Angaben zum vokalen Verhalten dieser Art auf wenig informative, onomatopoetische Beschreibungen einiger Lautmuster (RAHAMAN & PARTHASARATY, 1969; ALI, 1981). Die wichtigste Voraussetzung für eine artvergleichende Untersuchung war deshalb die Sammlung von qualitativ und quantitativ vergleichbarem Tonmaterial. Dabei konzentrierten sich die Arbeiten in der Hauptsache auf die drei noch nicht oder ungenügend untersuchten Arten *Macaca radiata*, *Presbytis johnii* und *P. entellus*. Die bereits vorhandenen Daten von *Macaca silenus* wurden durch weitere Beobachtungen und Lautaufzeichnungen verifiziert und ergänzt. Die Beurteilung der Laute bei der Protokollierung der Tonaufzeichnungen im Feld erfolgte in erster Näherung nach dem Gehöreindruck sowie der Beurteilung der begleitenden mimischen und gestischen Ausdrucksbewegungen. Während einige der sich daraus

ergebenden Lautkategorien durch die spätere spektrographische Analyse bestätigt werden konnten, waren in anderen Bereichen substantielle Modifikationen erforderlich.

Die genauere Klassifizierung des Lautrepertoires erfolgte anhand von Sonagrammen. Diese wurden unter Berücksichtigung allgemeiner phonetischer Merkmale (tonal, geräuschhaft) sowie standardisierter Meßwertgruppen der physikalischen Parameter Zeit, Frequenz und Energie vorselektiert. Für genauere Analysen der Amplitudenverläufe war die Qualität vieler Tonaufzeichnungen nicht ausreichend, weshalb dieses Kriterium nur in Ausnahmefällen berücksichtigt wurde.

Nach diesem Auswahlverfahren konnte der überwiegende Teil des untersuchten Materials unterschiedlichen Strukturgruppen zugeordnet werden. Einige dieser Gruppen wurden mit Lauten, die intermediäre Strukturmerkmale aufwiesen, zu Lautkategorien zusammengefaßt. Mit Hilfe von Cluster-Analysen (Ward's Verfahren, Austauschverfahren) bei denen, je nach Lautkategorie, zusätzliche Parameter wie Intervalldauer, Silbenlänge sowie Anzahl lokaler Frequenzmaxima erfaßt wurden, fanden sich innerhalb der Lautkategorien unterschiedliche Häufigkeitsverteilungen, die eine weitere Unterteilung rechtfertigten.

Da die im Frequenz-Zeitdiagramm dargestellte Struktur des Lautmaterials nicht nur vom Auflösungsvermögen der für die Analyse verwendeten Geräte abhängt, sondern in besonderer Weise durch die aktuellen, im Feld herrschenden Aufnahmebedingungen beeinflusst wird und dadurch unkontrollierbaren Schwankungen unterliegt, wurden bei der Einteilung des Repertoires in besonderem Maße relevante Kontext-Kriterien (Alter und Geschlecht des

Senders und anderer, an der Interaktion beteiligter Tiere) berücksichtigt.

2.4 Aufnahme- und Analysetechnik:

Als Aufnahmegerät wurde eine UHER-Monitor Bandmaschine benutzt. Das Tonbandgerät war auf BASF ferro LH DP 26 Bandmaterial (Bandgeschwindigkeit 19 cm/Sek.) eingemessen. Für die Aufnahmen wurde ein SENNHEISER-Richtmikrofon K3N-M88 (Frequenzgang 0.05 bis 15 kHz) verwendet. In Gebieten mit starken Hintergrundgeräuschen (Insekten, Wasserrauschen), wurde ein Modul mit nierenförmiger Charakteristik (SENNHEISER ME40, Frequenzgang 0.05 bis 15 kHz) in Verbindung mit einem Parabolreflektor benutzt. Für die Herstellung der Sonagramme stand ein KAY Digital Sonagraph 7600 (90 Hz Filter) zur Verfügung.

2.5 Kalkulation der relativen Häufigkeitsverteilung:

Die relativen Häufigkeitsverteilung der einzelnen Elemente des Lautrepertoires und die sich daraus ergebende Vokalisationsrate wurde anhand von Tonbandmaterial ermittelt, welches bei Gruppenbeobachtungen aufgezeichnet wurde.

Die quantitative Erfassung des Lautgeschehens erfolgte mit Hilfe eines FFT-Echtzeit-Analysators (UNISCAN-II), bei dem über Monitor eine zeitsynchrone Wiedergabe der akustischen Information in variablen Frequenz-Zeitdiagrammen möglich war. Damit konnten die einzelnen Laute gleichzeitig nach akustischem Höreindruck (über Kopfhörer) und ihrer auf dem Bildschirm dargestellten physikalischen Struktur identifiziert und registriert werden. Durch Veränderung der Bandgeschwindigkeit war es möglich, auch sehr

hochfrequente Gruppenvokalisationen (hohe Anzahl von Lauten pro Zeiteinheit) genau zu erfassen. Lautgebungen weit vom Aufnahmeort entfernter Tiere, die weder akustisch noch visuell klar identifiziert werden konnten wurden nicht in die Auswertung einbezogen. Um Überrepräsentationen von Lauten die obligatorisch als Phrasen geäußert wurden, zu vermeiden, wurde jede Phrase, unabhängig von der Anzahl der darin enthaltenen Einzelelemente, als ein Lautereignis gewertet.

Mit Ausnahme von *Presbytis entellus* wurden für jede Art Daten von mindestens zwei gut habituierten Gruppen in die Untersuchung einbezogen, wobei für die weitere Auswertung die Gruppengröße wegen der starken Fluktuation der im Aufnahmebereich befindlichen Tiere unberücksichtigt blieb. Die Werte für *Presbytis entellus* stammen alle von einer Gruppe (PE-2) da in der anderen kurz nach Beobachtungsbeginn das frühere Alpha-Männchen verjagt und durch ein gruppenfremdes Tier ersetzt worden war. Die folgende Phase der Reorganisation war durch tägliche Kämpfe zwischen den neuen, noch nicht integrierten Männchen sowie einer drastisch verringerten Rate sozialer Interaktionen der anderen Gruppenmitglieder gekennzeichnet und deshalb für eine repräsentative Datenerhebung wenig geeignet.

2.6 Untersuchung demographischer Merkmale:

Für die Ermittlung der relativen Lautaktivität der verschiedenen Alters- und Geschlechtsgruppen wurden Fokustierbeobachtungen durchgeführt. Für Untersuchungen dieser Art bieten sich verschiedene Möglichkeiten an. Die Datenerfassung kann zum einen durch Aufzeichnung aller vom Fokustier geäußerten Laute auf

entsprechende Tonträger erfolgen. Bei der herkömmlichen Aufnahmetechnik (Verwendung externer Mikrofone) bereitet die exakte Sender-Zuordnung der aufgezeichneten Laute jedoch häufig Schwierigkeit, da das Fokustier nicht immer weit genug von ebenfalls vokalisierenden Artgenossen entfernt ist. Dieser Effekt kann durch telemetrische Aufzeichnungen, wie sie in verschiedenen Gefangenschaftsstudien erfolgreich eingesetzt wurde (MAURUS & SZABOLCS, 1971; GAUTIER & GAUTIER-HION, 1982) vermieden werden. Bei den für diese Untersuchung durchgeführten Freilandbeobachtungen schied diese Methode aus technischen Gründen von vornherein aus. Als zweifelsohne recht fehleranfällige Alternative wurde die Beobachtungsmethode gewählt. Da ein Großteil der Lautäußerungen bei Altweltaffen von verschiedenen mimischen und gestischen Ausdrucksbewegungen begleitet werden, ist eine sichere Identifikation des Sendertieres auch über größere Entfernungen möglich. Damit ist bei einigermaßen habituierten Gruppen auch im Freiland eine quantitative Erfassung der relativen Lautaktivität des jeweiligen Fokustieres gewährleistet. Schwierigkeiten ergeben sich jedoch hinsichtlich der Identifikation der jeweiligen Lautäußerung. Während manche Lauttypen vom menschlichen Zuhörer bereits auditiv relativ sicher diskriminiert und quantitativ erfasst werden können, ist in vielen Fällen durch den bloßen Höreindruck nur eine grobe Unterscheidung der phonetischen Merkmale möglich.

Zusätzliche Informationen ergeben sich jedoch aus der häufigen Koinzidenz bestimmter Lautmuster und der die Vokalisation begleitenden mimischen Ausdrucksbewegung. Bezeichnenderweise

wählte man für die Beschreibung und Definition facialer Ausdrucksbewegung häufig kombinierte Termini wie 'frowning bared-teeth scream face' (VAN HOOFF, 1967), 'waa-bark face' (van LAWICK-GOODALL, 1968) oder 'Zwängen und Gicksen' (ANGST, 1974).

In diesem Untersuchungsabschnitt wurde versucht, die Lautäußerungen unter Berücksichtigung akustischer, kontextueller sowie visuell erfaßbarer, das Lautverhalten begleitender Ausdrucksbewegungen, unterschiedlichen Kategorien zuzuordnen. Alle vom Fokustier produzierten Laute wurden in kodierter Form in vorgefertigte, mit Zeitraster versehene Beobachtungsblätter eingetragen. Wenn möglich, wurde das Fokustier für jeweils 60 Minuten unter Beobachtung gehalten und danach gewechselt. Dieser Beobachtungsplan konnte wegen Kontaktverlust zum Fokustier häufig nicht eingehalten werden, und der Wechsel erfolgte entsprechend früher. Bei der Datenerfassung wurden stets mehrere Vertreter der jeweiligen Altersklasse beobachtet. Im Falle der Infantes wurde versucht, die wichtigsten Entwicklungsstadien des ersten Lebensjahres in möglichst adäquaten Stichproben zu erfassen.

2.7 Terminologie:

Die für die Lautbeschreibung verwendeten Begriffe orientieren sich an der von STRUHSACKER (1967) und TEMBROCK (1971) eingeführten und seither in der Fachliteratur etablierten Terminologie:

- 1) **Laut:** Unter einem Laut (auch Einzellaut) versteht man im Folgenden ein vokal (laryngeal) oder nicht-vokal erzeugtes, vibratorisches Schallereignis. Ein Laut kann aus mehreren **Silben** oder **Phasen** (Expiration, Inspiration) bestehen und

ist durch die Art der Produktion, seine physikalische Struktur sowie den Verhaltenskontext, in dem er auftritt, charakterisiert. Laute können intra- und interindividuelle Variation einzelner oder mehrerer physikalischer Strukturparameter aufweisen, ohne daß das für diesen 'Lauttyp' charakteristische, durch Dauer sowie Lage und Modulation der Frequenz definierte Strukturmuster verloren geht. Intermediäre Laute vereinen Strukturmerkmale unterschiedlicher Lauttypen. Im Frequenz-Zeit-Diagramm ist ein Laut durch seinen kontinuierlichen Verlauf entlang der Zeitachse gekennzeichnet.

- 1a) **Tonaler Laut:** Vokale Schallereignisse, die durch eng begrenzte, energiereiche, harmonische Frequenzbänder gekennzeichnet sind.
- 1b) **Geräuschhafter Laut:** Vokales Schallereignis ohne dominierende Frequenzbänder, in dem die Energie mehr oder weniger gleichmäßig über einen weiten Bereich des Frequenzspektrums verteilt ist.
- 1c) **Kombinationslaut:** Diese bestehen aus tonalen und geräuschhaften Anteilen (**Silben**), die im Sonagramm zeitlich klar voneinander getrennt, also ohne Überlagerung erscheinen.
- 1d) **Mischlaut:** Diese sind durch Überlagerung von Lauteinheiten mit unterschiedlichen phonetischen Eigenschaften (tonal, geräuschhaft) gekennzeichnet.

- 2) **Phrase:** Unter einer Phrase versteht man eine Gruppe von Einzellauten, die von anderen ähnlichen Gruppen oder Einzellauten durch ein Pausenintervall abgesetzt sind, welches länger ist als jede Pause zwischen den Lauten einer Phrase. Gehören alle Laute einer Phrase dem gleichen Lauttyp an, spricht man von einer homogenen Phrase, heterogene Phrasen sind aus unterschiedlichen Lauttypen zusammengesetzt.
- 3) **Sequenz:** Unter einer Sequenz versteht man eine Gruppe zeitlich und strukturell fixierter Phrasen, die durch Intervalle voneinander abgegrenzt sind, die deutlich länger sind als die Pausen innerhalb einer Phrase.

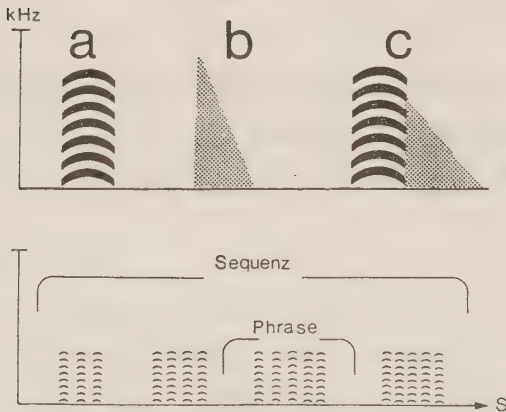


Abb. 4: Schematische Darstellung der in Kapitel 2.7 erläuterten Strukturelemente. Oben: Einsilbiger, tonaler Laut (a); einsilbiger, geräuschhafter Laut (b); zweisilbiger Kombinationslaut (c). Im unteren Teil der Abbildung ist eine aus 4 Phrasen bestehende Lautsequenz abgebildet.

- 4) **Die Äquivalenz von Lauten:** Der in dieser Untersuchung angestrebte Vergleich der vokalen Kommunikation basiert unter anderem auf der Gegenüberstellung äquivalenter Lautmuster verschiedener Arten. Obwohl der Begriff der 'Äquivalenz' bereits in ähnlichen Untersuchungen verwendet wurde existiert keine klare Definition dieses Terminus.

Äquivalenz kann sich sowohl auf die physikalische Struktur als auch den Kontext, in dem der Laut geäußert wird, beziehen. Im günstigsten Fall betrifft die Übereinstimmung beide Aspekte. Wie aus einschlägigen Untersuchungen hinlänglich bekannt, werden Lauttypen mit relativ invarianten Strukturmustern oft in sehr unterschiedlichen Situationen und Verhaltenskontexten geäußert (STRUHSAKER, 1975; EISENBERG, 1976; ROBINSON, 1982). Andererseits zeigen strikt kontextspezifische Laute (z.B. Warnlaute) auch bei nah verwandten Arten häufig signifikante, artspezifische Strukturunterschiede (GAUTIER & GAUTIER, 1977; CALDECOTT, 1986 a; MASATAKA, 1986). Deshalb erschien es sinnvoll, für die Determination äquivalenter Laute beide Kriterien zu berücksichtigen: Laute, die bei verschiedenen Arten in vergleichbarem, klar definierten Kontext auftreten, wurden unabhängig von ihrer Struktur als äquivalent angesehen und werden im Folgenden als **kontextäquivalente** Laute bezeichnet. Zusätzlich wurden auch solche Laute berücksichtigt, die im weiteren Sinne vergleichbare Strukturmerkmale aufwiesen und in vergleichbaren sozialen Interaktionen auftraten (= **strukturäquivalente Laute**).

Ähnlich problematisch ist die Verwendung der Begriffe Funktion und Bedeutung der verschiedenen Laute deren Definition in Fachkreisen mit Vehemenz diskutiert wurden (HINDE, 1972; HARRE & REYNOLDS, 1984).

Für eine klare Funktionsanalyse akustischer Signale können statistische Verfahren oder Verhaltensexperimente herangezogen werden in denen die Varianz von Lautstruktur und der, durch die Vokalisation evozierten Verhaltensantwort anderer Tiere, geprüft wird (ROBINSON, 1984; MAURUS & PLOOG, 1984; GOEDEKING, 1985; HERZOG, 1985; RAEMAEEKERS & RAEMAEEKERS, 1985).

In Anpassung an die Arbeitsmethoden der hier vorliegenden Untersuchung ergab sich die vorläufige Beurteilung der kommunikativen Funktion der beschriebenen Laute aus den detaillierten Verhaltensbeobachtungen der Tiere der habituierten Beobachtungsgruppen. Folgende Kriterien wurden dabei besonders beachtet:

1) Alter und Geschlecht des Senders; 2) Charakter der Interaktion (affin, agonistisch); 3) Verhalten der Interakteure (dominant, defensiv); 4) Verlauf der Interaktion; 5) Verhaltensreaktion (vokal, motorisch) anderer Tiere.

2.8 Altersklassifikation (Tab. 2):

Die hier verwendete Klassifizierung der verschiedenen Altersklassen orientierte sich an entsprechenden Angaben aus der Literatur (JAY, 1965; POIRIER, 1970a; VOGEL, 1976; HOHMANN & HERZOG, 1985; REITE & SHORT, 1986) sowie Vergleichsdaten von Tieren

bekannten Alters aus Gefangenschaftshaltungen. Bei der Beurteilung der Tiere im Feld wurden morphologische (Körpergröße, Bezeichnung, Fellfarbe, Pigmentierung) und ethologische (Sexualverhalten, Interaktives Verhalten, Koalitionen und Spielgemeinschaften) Kriterien berücksichtigt.

Tab. 2: Altersklassifikation (Angaben in Jahren):

Klasse	M.silenus	M.radiata	P.johnii	P.entellus
Infant	0 - 1	0 - 1	0 - 1	0 - 1
Juvenil	♂ 1 - 4	1 - 4	1 - 4	1 - 4
	♀ 1 - 3	1 - 3	1 - 3	1 - 3
Subadult	♂ 4 - 8	4 - 6	4 - 8	4 - 7
	♀ 3 - 4	3 - 5	3 - 4	3 - 4
Adult	♂ - 8	- 6	- 8	- 6
	♀ - 4	- 5	- 4	- 4

2.9 Häufig verwendete Abkürzungen:

MS: *Macaca silenus* (Bartaffen)

MR: *Macaca radiata* (Hutaffen)

PJ: *Presbytis johnii* (Nilgiri Languren)

PE: *Presbytis entellus* (Graue Languren)

FT: Fokustier

AE: Aktivepoche

HI: Häufigkeitsindex

DI: Diversitätsindex

AK: Altersklasse

AGK: Alters- und Geschlechtsklasse

3.0 Untersuchungen und Ergebnisse:

3.1 Strukturanalyse:

Das im Feld aufgezeichnete Lautmaterial umfaßte mehr als 200 Tonbänder (á 60 Minuten). Für die Strukturanalyse und die daraus resultierende Klassifikation der Lautrepertoires wurden etwa 6000 Lautspektrogramme (Frequenz-Zeitdiagramm) ausgewertet. Da ausführliche Beschreibungen zu Lautstruktur und Verhaltenskontext der akustischen Kommunikation der untersuchten Arten bereits publiziert wurden (HERZOG & HOHMANN, 1984; HOHMANN & HERZOG, 1985; HOHMANN, im Druck) bzw. zur Publikation eingereicht sind (HOHMANN, a und b, in Vorb.) soll an dieser Stelle auf eine detaillierte Laut- und Kontextbeschreibung verzichtet werden. Die folgende Darstellung gibt einen zusammenfassenden Überblick der charakteristischen Struktur- und Kontextmerkmale der Laute aller vier Arten. Vergleichbare Lautmuster der zur gleichen Gattung gehörenden Arten werden dabei gemeinsam behandelt.

Ergebnisse:

3.1.1 *Macaca silenus* und *M. radiata*:

Die Klassifizierung des Lautrepertoires basiert auf der Analyse von 1700 (MS) bzw. 1500 (MR) Sonagrammen. Informationen zum Kontext der jeweiligen Lautäußerung wurden den entsprechenden Tonbandprotokollen sowie den routinemäßig erstellten Beobachtungsnotizen entnommen. Repräsentative Beispiele der beschriebenen

Lautmuster sind im Anhang (Abb.I-X, Seite 170 bis 179) dargestellt, Tab.3 (Seite 46/47) enthält eine Zusammenstellung der Meßwerte wichtiger physikalischer Lautparameter.

A) Kontaktlaut (contact whoo, Abb.I A/B); kurzer, tonaler Laut mit mehreren modulierten harmonischen Oberfrequenzen. Kontaktlaute sind affine Stimmföhlungslaute, die dem Zusammenhalt der Gruppe sowie der Koordination der Gruppenaktivität dient. Deutlich erhöhte Rufraten korrelierten mit Aktivitätswechseln der Gruppe (Ortswechsel, Beendigung von Ruhepausen) oder Gruppenbegegnungen. Typischerweise stimulieren diese Laute gleichartige Lautäußerung bei anderen Gruppenmitgliedern, woraus sich langanhaltende, antiphone Rufsequenzen entwickeln können.

B) Isolationslaut (isolation whoo, Abb.I C/D); zeitlich gedehnter, tonaler Laut, bei dem harmonische Oberfrequenzen nur schwach ausgebildet sind oder fehlen. Die Grundfrequenz dieser Laute ist im Vergleich zu den Kontaktlauten deutlich erhöht. Bei MR konnten markante alters- und situationsspezifische Frequenzmodulationen festgestellt werden. Der Laut wird vor allem von Kindern und Jugendlichen bei visuellem und/oder physischem Kontaktverlust zur Mutter geäußert. Im Gegensatz zu Kontaktlauten war die Antwortrate auf Isolationslaute deutlich geringer.

C) Distanz-Kontaktlaut (long distance whoo, Abb.I E/F); tonaler oder Kombinationslaut mit starker Frequenzmodulation. Die Grundfrequenz variiert zwischen 0.8 und 2 kHz. Oft sind die harmonischen Bänder von geräuschhaften Anteilen unterschiedlicher

Ausdehnung überlagert. Im Vergleich zu den beiden anderen Kontaktlauten ist der Schalldruck erhöht, und die Laute sind noch in Entfernungen von mehr als 500 Metern deutlich hörbar. Kontaktverlust einzelner oder mehrerer Tiere zur Hauptgruppe war der übliche Auslöser für diese Lautäußerung.

D) Knurrlaute (rattles, Abb.II A/B); geräuschhafte oder kombinierte Laute unterschiedlicher Dauer, die aus mehreren kurzen Exhalations-Silben variabler Bandbreite bestehen. Tiere beider Arten äußern diesen Laut im Zusammenhang mit agonistischen Interaktionen. Bei diesen Knurrlauten (threat rattle) zeigten sich im Sonagramm im unteren Frequenzbereich ein oder mehrere diskrete, energiereiche Frequenzbänder. Nur bei der Art MR fand sich zusätzlich eine Knurrlautvariante mit offensichtlich affiner Konnotation. Diese Kontaktlaute (contact rattle) zeichneten sich durch deutlich geringeren Frequenzumfang, verminderten Schalldruck sowie zeitliche Dehnung der Silben aus. Auch fehlte das für die Drohlaute typische diskrete, energiereiche Frequenzband. Der zuletzt beschriebene Laut wurde von rangniedrigen und ranghohen Tieren bei Annäherung an Gruppenmitglieder geäußert. Typischerweise wurde die Vokalisation von einer auffälligen mimischen Geste begleitet, die starke Ähnlichkeit mit dem vom Menschen bekannten "Augengruß" (EIBL-EIBESFELDT, 1972; EKMAN, 1979) hatte. Trotz der signifikanten kontextuellen Unterschiede der beiden Laut-Varianten war eine eindeutige Trennung anhand struktureller Kriterien allein nicht möglich, da beide Gruppen durch Übergangsformen mit intermediären Strukturmerkmalen verbunden waren.

E) Grollen (growl, vibrato growl, Abb.II C/D); tonale oder kombinierte Laute, deren Frequenzumfang und Dauer große Variabilität aufweisen. Bei den einfachen Groll-Lauten (growl) treten im unteren Frequenzbereich harmonische schwach modulierte Frequenzbänder auf, die von geräuschhaften Anteilen überlagert sind. Diese Laute waren bei MR vor allem von um Nahrung konkurrierenden adulten Männchen sowie bei Gruppenbegegnungen zu hören. Während diese Laute nahezu ausschließlich im Intra-Gruppen-Kontext auftraten, wurde der rhythmisch modulierte Groll-Laut (vibrato growl) sowohl bei agonistischen Interaktionen zwischen Gruppenmitgliedern als auch gegen Tiere fremder Gruppen geäußert. Bei diesem Laut, der nur bei MR auftrat, war der geräuschhafte Anteil nur schwach ausgebildet. Dagegen dominierten energiereiche harmonische Frequenzbänder mit gleichmäßiger, hochfrequenter Modulation geringer Amplitude. Rasche Kieferbewegungen und charakteristische mimische Ausdrucksbewegungen begleiteten die Vokalisation.

F) Warnlaut (alarm call, Abb.III): Diese Laute weisen signifikante artspezifische Strukturunterschiede auf, die bereits durch den bloßen Höreindruck feststellbar sind. Bei den Lauten von MS handelt es sich um geräuschhafte oder kombinierte Bell-Laute mit breitem Frequenzspektrum.

Die Warnlaute von MR beginnen mit einem Stakkato kurzer, tonaler, frequenzmodulierter Exhalations-Silben; die Endsilbe ist zeitlich gedehnt und zeigt einen deutlichen Frequenzabfall. Bei den Lauten männlicher Tiere können die tonalen Segmente von geräuschhaften Anteilen überlagert sein. Bei Beunruhigung,

ausgelöst durch den Beobachter oder andere unspezifische Reize, äußerten die Infantes von MR tonale Laute mit sehr ähnlicher Struktur. Diese wurden zwar von anderen Gruppenmitgliedern beachtet, bewirkten jedoch keine echte Alarmierung.

Auslöser für Warnlautvokalisation waren bei beiden Arten Begegnungen mit terrestrischen Beutegreifern (z.B. Leopard, Tiger, Mensch). Niedrig fliegende Raubvögel wurden von MR nicht beachtet, bewirkten bei MS jedoch heftige Alarmierung und Warnlautvokalisation.

G) ♂-Kopulationslaut (male copulation call, Abb.IV A/B); tonaler, frequenzmodulierter Laut mit mehreren harmonischen Oberfrequenzen. Lage und Modulation der Grundfrequenz wiesen artspezifische Unterschiede auf. Bei beiden Arten werden die Laute von erwachsenen Männchen am Ende einer Kopulation geäußert und können mit den Kopulationslauten der Weibchen teilweise überlappen.

H) ♀-Kopulationslaut (female copulation call, Abb.IV C); kurzer, geräuschhafter Plosivlaut, der immer in Phrasen unterschiedlicher Dauer geäußert wird. In der Regel wurden die Laute während der Endphase der Paarung geäußert, in einigen Fällen vokalisierte das Weibchen jedoch erst, nachdem es sich bereits vom Männchen getrennt hatte. Tonaufzeichnungen und Lautspektrogramme existieren nur für die Laute von MS. Während bei dieser Art der Anteil 'vokaler Kopulationen' fast 40 % (270 Lautereignisse) betrug war diese Lautäußerung bei MR in nur 7 Fällen (weniger als 1 % der beobachteten Kopulationen) zu hören. Bei beiden Arten wurde pro Kopulation immer nur eine Phrase geäußert. Diese

Laute waren bei der Art MS vorwiegend von adulten Tieren zu hören, während subadulte Weibchen sich zwar ebenfalls aktiv am Paarungsgeschehen beteiligten, jedoch nur selten vokalisiert.

I) ♂-Grunzlaut (mounting grunt, Abb.V); geräuschhafter Laut, der in Form kurzer Prasen nur von Männchen der Art MR im Zusammenhang mit Dominanzaufreiten unter gleichgeschlechtlichen Gruppenossen geäußert wird.

J) Grußlaut (greeting, Abb.VI A); ein- oder zweisilbiger Kombinationslaut mit geringem Frequenzumfang. Die Laute bestehen meist aus einer tonalen und einer geräuschhaften Silbe, die unmittelbar aufeinander folgen oder durch ein Intervall von ca 0.05 Sek. voneinander getrennt sind. Während MS vorwiegend zweisilbige Laute äußerte, fehlte bei MR oft die zweite, geräuschhafte Silbe. Grußlaute waren zu hören, wenn sich Gruppenmitglieder einander annäherten oder in engen physischen Kontakt begaben (Umarmen, ventro-ventrale Ruhehaltung). Bei beiden Arten wurde die Vokalisation von charakteristischen mimischen und gestischen Ausdrucksbewegungen begleitet.

K) Glucksen (cluck, Abb.VI B); kurzer, tonaler, frequenzmodulierter Laut mit ein bis drei harmonischen Oberfrequenzen. Dieser Laut fand sich nur bei MR. Juvenile und Subadulte äußerten Gluckslaute als Reaktion auf Drohlaute (Knurren, Grollen, Bellen) anderer Gruppenmitglieder. Bei der Lautanalyse fanden sich Gluckslaute sehr häufig in Verbindung mit anderen Lautmustern aus z.T. recht unterschiedlichen Funktionskreisen. Die

meisten dieser Lautkombinationen wurden jedoch erst anhand der Lautspektrogramme identifiziert, und die verfügbaren Kontextangaben erlaubten keine eindeutige Abgrenzung der kombinierten Formen.

L) Pfeiflaut (whistle, Abb.VI C); tonaler Laut mit harmonischen Oberfrequenzen und steilem Frequenzanstieg am Lautbeginn. Dieser Laut, der ebenfalls nur bei der Art MR auftrat, war regelmäßig zu hören, wenn sich die Gruppe an Futterplätzen mit hoher aber sehr konzentrierter Nahrungsdichte aufhielt. In solchen Situationen äußerten die erwachsenen Männchen Groll-Laute und Knurren. Diese agonistischen Lautäußerungen der erwachsenen, dominanten Tiere löste bei rangniedrigen, erwachsenen Weibchen und Jugendlichen Pfeiflaute aus.

M) Distanzruf (loud call, Abb.VII); tonaler oder kombinierter, zweisilbiger Laut, der nur von erwachsenen Männchen der Art MS geäußert wurde. Schon durch den Höreindruck läßt sich die tonale Expirationsphase von der mehr geräuschhaften Inspirationsphase klar unterscheiden. Von wenigen Ausnahmen abgesehen wurden die Distanzrufe in langen, bis zu 18 Einzellaute umfassenden Phrasen mit charakteristischem Zeitverlauf geäußert. Der erste Laut war zeitlich gedehnt und durch ein kurzes Intervall von den Folge-lauten abgesetzt. Kontaktverlust des Senders zur Gruppe, Begegnungen mit anderen Gruppen der gleichen Art oder Beutegreifen waren die Auslöser für diese Lautäußerung.

N) Schreilaute (squeal, shriek, squeak, scream, Abb.VIII A-G); tonale, geräuschhafte und Mischlaute, die im Zusammenhang mit agonistischen Intra- und Intergruppen-Interaktionen auftreten. Beide Arten verfügen über eine Reihe unterschiedlich strukturierter Schreilaute, deren jeweiliges Auftreten vor allem durch erregungsabhängige und/oder altersspezifische Kriterien bestimmt wurde. In Zusammenhang mit aggressiven Interaktionen, bei denen es zu physischen Auseinandersetzungen kam, wurden vom unterliegenden Tier geräuschhafte Schreilaute (scream, shriek bei MS; nontonal und undulated scream bei MR) geäußert, die durch entsprechende Frequenzverteilung und zeitliche Dehnung charakterisiert waren. Im Zusammenhang mit Distanzdrohen ohne physische Auseinandersetzungen traten vor allem kurze, tonale, meist stark frequenzmodulierte Schreilaute auf (squeak, twit bei MS, arched scream, twit bei MR). Für nahezu alle Elemente dieser Kategorie fanden sich Laute mit intermediären Strukturmerkmalen.

O) Tonale Aversivlaute (yap, hack, chuckle, Abb.IX A/B); kurze, tonale, frequenzmodulierte Laute mit mehreren harmonischen Oberfrequenzen, die im Zusammenhang agonistischer Interaktionen vom dominanten Tier geäußert werden. Diese Laute waren vor allem von juvenilen und subadulten Tieren zu hören, wenn diese andere Gruppenmitglieder bedrohten.

P) Bellen (bark, Abb.IX C); kurze, geräuschhafte Laute mit sehr variablem Frequenzumfang, die einzeln oder als kurze Phrasen im Verlauf agonistischer Interaktionen vom dominanten Tier geäußert werden.

Q) Weinen (weeping, Abb.X B); gedehnter, tonaler oder Mischlaut mit harmonischen Oberfrequenzen, der von Kindern oder Jugendlichen der Art MS auf Kontaktabweisungen durch die Mutter geäußert wurde. Die Laute waren typisch für die Phase der Entwöhnung, wenn die Weibchen die Trinkversuche der Kinder mehr oder weniger massiv abwehrten. Gleichaltrige Tiere der anderen Art äußerten in solchen Situationen Schreilaute.

R) Kinderlaute (sneeze, babble, milk grumble, Abb.X A/C/D); tonale oder Mischlaute, die ausschließlich von Kindern und Jugendlichen geäußert werden und im Verlauf der frühen Ontogenese aus dem Repertoire verschwinden. Bei Kontaktverlust zur Mutter äußerten Kinder Phrasen sehr kurzer (0.02 bis 0.05 s) Mischlaute (sneeze) die sofort die Aufmerksamkeit und Zuwendung der Mutter und anderer Gruppenmitglieder bewirkte und gewöhnlich Kontaktlautvokalisation auslöste.

Die Kinder beider Arten äußerten in der frühen Phase selbstständiger motorischer Aktivität einen Laut (babble) mit tonaler Struktur. Der Schalldruck des Lautes ist sehr gering, der Frequenzumfang auf 1 bis 2 kHz begrenzt. Auslöser für diese Vokalisation waren entweder agonistische Interaktionen anderer Gruppenmitglieder in der Nähe, die das Kind offensichtlich beunruhigten, sowie Manipulationen (Genitalinspizieren, Anbalgen) des Senders durch andere Tiere.

Wie bei verschiedenen anderen Primatenarten äußern Kinder der Art MS im Zusammenhang mit dem Trinkvorgang einen geräuschhaften, stark frequenzmodulierten Laut (milk grumble). der bei entsprechender Zuwendung seitens der Mutter (stabile Trinkhaltung) und ausreichender Milchversorgung rasch verstummt.

S) Zähneknirschen (teeth grinding); ein durch alternierendes, vertikales Reiben der verlängerten Canini erzeugtes Geräusch, welches nur von adulten Männchen der Art MS im Zusammenhang mit ritualisierten Droh- und Imponiergebärden bei Gruppenbegegnungen geäußert wurde.

Die Analyse der im Freiland aufgezeichneten Vokalisationen ergab für MS ein Lautrepertoire von wenigstens 21 unterschiedlich strukturierten Lauttypen, das Lautrepertoire von MR umfaßt danach mindestens 24 verschiedene Laute. Wie die Strukturanalyse zeigte, bestehen die Repertoires beider Arten aus Lauten mit hochgradiger Strukturvariabilität (Schrei-, Groll-, Knurr- und Bell-Laute) und solchen mit vergleichsweise invarianten phonetischen Merkmalen (Kontakt- und Kopulationslaute, Distanz-, Gruß- und Kinderlaute, Warnlaut von MR). Unter Berücksichtigung von Struktur- und Kontext-Kriterien konnten 13 Laute als kontext-äquivalent klassifiziert werden, 4 Laute wurden von beiden Arten in vergleichbarem Kontext geäußert, unterschieden sich aber hinsichtlich ihrer Struktur deutlich voneinander (siehe Tab.4, Seite 49).

Tab. 3: *Macaca radiata* (MR) und *Macaca silenus* (MS): Mittelwerte und Standardabweichung (in Klammern) der analysierten Laute (die Streuung wurde nur für Stichproben mit mehr als 10 Lauten berechnet).

Art	Lautmuster	N	Grund- frequenz (kHz)	Modulation der Grundfrequenz (kHz)	Frequenz- umfang (kHz)	Energie- maximum (kHz)	Dauer (s)
MR	contact whoo	107	0.57 (0.22)	0.27 (0.10)	2.63 (0.89)	0.58 (0.22)	0.19 (0.08)
MS	contact whoo	500	0.45 (0.27)	0.16 (0.12)	3.44 (0.57)	0.30 (0.17)	0.34 (0.13)
MR	isolation whoo	143	1.04 (0.23)	0.34 (0.12)	3.08 (1.88)	1.04 (0.23)	0.72 (0.22)
MS	isolation whoo	59	0.75 (0.19)	0.30 (0.09)	2.67 (1.76)	0.80 (0.19)	0.68 (0.19)
MR	long distance whoo	46	1.34 (0.40)	0.47 (0.64)	5.58 (1.86)	1.80 (0.54)	0.44 (0.10)
MS	long distance whoo	64	0.89 (0.28)	1.06 (0.48)	4.70 (0.98)	1.32 (0.75)	0.79 (0.32)
MR	greeting	37	0.18 (0.09)	0.24 (0.06)	1.99 (1.13)	0.62 (0.24)	0.12 (0.05)
MS	greeting	72	base line	-	1.46 (0.87)	-	0.13 (0.08)
MR	alarm call*	72	1.93 (0.41)	0.45 (0.28)	13.27 (1.74)	2.44 (0.34)	0.34 (0.17)
MR	alarm call**	72	0.78 (0.46)	0.84 (0.50)	9.77 (3.47)	1.58 (0.44)	0.28 (0.09)
MS	alarm call	108	base line	-	3.65 (2.41)	0.57 (1.21)	0.32 (0.12)
MR	growl	61	base line	-	4.37 (2.65)	0.54 (0.33)	0.29 (0.11)
MS	grunt	32	base line	-	3.71 (1.07)	0.34 (0.12)	0.33 (0.70)
MR	bark	39	base line	-	8.59 (2.64)	1.53 (0.83)	0.11 (0.07)
MS	bark	68	base line	-	4.34 (2.05)	0.46 (0.17)	0.29 (0.14)
MR	rattle	216	base line	-	3.25 (2.13)	0.53 (0.36)	0.34 (0.17)
MS	rattle	162	base line	-	2.62 (1.86)	0.29 (0.19)	0.42 (0.23)
MR	male copul. call	36	1.18 (0.44)	0.50 (0.24)	6.86 (2.45)	1.32 (0.66)	0.01 (0.01)
MS	male copul. call	22	3.25 (0.78)	2.07 (0.58)	11.84 (3.63)	3.24 (0.63)	0.11 (0.14)
MR	squeak	30	2.12 (0.71)	1.88 (0.76)	11.40 (2.28)	2.50 (0.95)	0.05 (0.02)
MS	squeak	58	2.45 (0.67)	0.59 (0.43)	8.21 (3.10)	1.97 (1.21)	0.13 (0.10)
MR	scream	110	base line	-	14.60 (1.78)	5.56 (2.64)	0.29 (0.24)
MS	scream	78	base line	-	10.67 (2.18)	3.74 (1.78)	0.48 (0.16)
MR	squeal	49	2.60 (1.30)	1.48 (0.70)	11.24 (3.10)	3.54 (1.50)	0.07 (0.06)
MS	shriek	75	3.27 (1.83)	2.16 (1.03)	14.52 (4.14)	2.74 (1.69)	0.54 (0.25)
MR	tonal scream	125	10.36 (1.71)	4.43 (1.94)	4.71 (2.09)	9.75 (1.50)	0.17 (0.20)
MS	twit	72	5.39 (2.73)	4.85 (2.77)	13.21 (2.99)	6.20 (1.85)	0.21 (0.07)
MR	yap	34	1.98 (0.64)	0.96 (0.29)	8.47 (3.31)	2.95 (1.09)	0.02 (0.01)
MS	yap	78	1.23 (0.74)	2.05 (0.43)	11.91 (2.34)	2.41 (0.99)	0.07 (0.03)
MR	sneeze	32	0.41 (0.11)	0.30 (0.09)	6.08 (2.85)	1.87 (1.48)	0.02 (0.01)
MS	sneeze	45	0.26 (0.07)	0.18 (0.04)	1.89 (0.14)	0.36 (0.18)	0.03 (0.01)
MR	babbble	7	0.44	0.23	2.36	0.51	0.06
MS	babbble	12	0.28 (0.04)	-	0.90 (0.02)	-	0.09 (0.03)

*= Anfangsteil (Pulssequenz); **= Endkomponente; base line= Lage der Grundfrequenz unterhalb 0.15 kHz.

Fortsetzung Tabelle 3:

Art	Lautmuster	N	Grund- frequenz (kHz)	Modulation der Grundfrequenz (kHz)	Frequenz- umfang (kHz)	Energie- maximum (kHz)	Dauer (s)
MS	loud call (E)	140	0.24 (0.08)	0.17 (0.09)	8.26 (3.15)	0.37 (0.12)	0.66 (0.07)
MS	loud call (I)	85	0.29 (0.11)	0.19 (0.10)	4.87 (1.06)	0.29 (0.08)	0.45 (0.09)
MS	teeth grinding	9	base line	-	2.43 (1.15)	0.32 (0.14)	-
MS	weeping	41	0.43 (0.22)	0.08 (0.07)	9.32 (3.14)	2.56 (1.13)	0.79 (0.24)
MS	milk grumble	11	base line	-	0.84 (0.21)	0.20 (0.06)	0.51 (0.43)
MR	cluck	25	1.14 (0.26)	0.43 (0.18)	4.46 (3.93)	1.35 (0.58)	0.03 (0.01)
MR	contact rattle	35	base line	-	1.71 (0.94)	0.58 (0.40)	0.23 (0.11)
MR	vibrato growl	44	0.22 (0.07)	0.25 (0.11)	5.54 (2.46)	0.80 (0.49)	0.41 (0.24)
MR	mounting grunt	8	base line	-	9.70	1.29	0.08
MR	whistle	36	1.18 (0.44)	0.82 (0.34)	6.92 (4.02)	1.31 (0.79)	0.15 (0.10)
MR	chuckle	57	1.00 (0.44)	0.80 (0.60)	8.11 (3.25)	1.67 (0.83)	0.08 (0.04)
MR	arched scream	67	8.16 (2.11)	7.95 (2.89)	9.35 (3.22)	8.05 (2.65)	0.22 (0.10)
MR	hack	28	0.16 (0.15)	0.50 (0.28)	12.50 (3.02)	3.35 (0.77)	0.05 (0.03)

E= Exhalation; I= Inhalation; base line= Lage der Grundfrequenz unterhalb 0.15 kHz.

3.1.2 Alters- und geschlechtsspezifische Merkmale:

Die in den Tonbandprotokollen enthaltenen Angaben zur Identität der Sendertiere weisen auf eine Reihe von alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede im vokalen Verhalten hin: Bei MS waren zwei Laute (loud call, ♂-Kopulationslaut) sowie das Zähneknirschen ausschließlich von erwachsenen Männchen zu hören, ein Laut (♀-Kopulationslaut) nur von adulten und subadulten Weibchen. Drei Laute (milk grumble, babble, sneeze) wurden von den Infantes dieser Art geäußert und verschwanden aus dem Repertoire älterer Tiere.

Bei MR beschränkte sich die Anzahl geschlechtsspezifischer Laute auf die jeweiligen Kopulationslaute sowie den Grunzlaut der Männchen. Zwei Laute (babble, sneeze) waren ausschließlich von den Infantes, drei weitere (cluck, yap, isolation whoo) nur von Kindern und Jugendlichen zu hören.

Eine Gegenüberstellung der demographischen Merkmale beider Makakenarten findet sich in Tab.4. Vergleiche der Angaben zu Alter und Geschlecht des Senders äquivalenter Laute lassen eine auffällige Symmetrie hinsichtlich der demographischen Unterschiede im Lautverhalten beider Arten erkennen. Generell kann jedoch gesagt werden, daß alters- und/oder geschlechtsspezifische Unterschiede bei der Nutzung des Repertoires bei beiden Makakenarten auf wenige Lauttypen beschränkt waren.

Tab. 4: Alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede im Lautrepertoire von *Macaca silenus* und *M. radiata*:

Alter und Geschlecht des Sendertieres	M.silenus				M.radiata				Äquivalenz
	A♂	A♀	J	I	A♂	A♀	J	I	
Lautmuster									
1) contact whoo	x	x	x		x	x	x		K+S
2) isolation whoo			x	x			x	x	K+S
3) long dist.who	x	x	x		x	x	x		K+S
4) greeting		x	x	x	x	x	x	x	K+S
5) alarm call	x	x	x		x	x	x	?	K
6) grunt/growl	x	x	x		x	x	x		K+S
7) bark	x	x	x		x	x			K+S
8) threat rattle	x	x	x	x	x	x	x	x	K+S
9) ♀-copulation call		x				x			K+S
10) ♂-copulation call	x				x				K+S
11) squeak		x	x	x	x	x	x		K+?
12) scream		x	x	x	x	x	x	x	K+S
13) shriek/squeal		x	x		x	x	x	x	K+S
14) twit/tonal scream		x	x	x		x	x	x	K+S
15) sneeze				x				x	K+S
16) yap		x	x	x			x	x	K+S
17) babble				x				x	K+S
18) wheeping			x	x	-	-	-	-	
19) loud call	x				-	-	-	-	
20) teeth grinding	x				-	-	-	-	
21) milk grumble				x					?
22) mounting grunt	-	-	-	-	x				
23) whistle	-	-	-	-		x	x	x	
24) cluck	-	-	-	-			x	x	
25) contact rattle	-	-	-	-	x	x	x	x	
26) vibrato growl	-	-	-	-	x	x	x		
27) chuckle	-	-	-	-	x	x	x		
28) arched scream	-	-	-	-	x	x	x		
29) hack	-	-	-	-		x	x	x	

K= kontextäquivalent, S= strukturäquivalent.

3.1.3 Presbytis johnii und P. entellus:

Die Klassifikation der Lautrepertoires dieser beiden Arten basiert auf der Analyse von 770 (PJ) bzw. 700 (PE) Lautspektrogrammen. Abbildungen der Sonagramme der beschriebenen Langurenlaute sind im Anhang (Abb. XI-XXI, S.180-190) dargestellt, Tab.5 (S.60/61) enthält eine Übersicht der physikalischen Parameter.

A) Distanzlaut (loud call, Abb.XI und XII); meist aus zwei Silben bestehender tonaler oder Mischlaut mit harmonischen Oberfrequenzen, der mit sehr hohem Schalldruck geäußert wird. Die erste Silbe (Exhalation) ist immer tonal und schwach moduliert, in der zweiten Silbe (Inhalation) sind die harmonischen Bänder von geräuschhaften Anteilen überlagert und stärker moduliert.

Neben dieser generellen Übereinstimmung hinsichtlich der Lautstruktur fanden sich bei den Distanzlauten eine Reihe signifikanter, artspezifischer Unterschiede: Während bei PE die Laute einzeln oder als kurze, arhythmische Phrasen geäußert wurden, zeigten die bis zu 20 Einzellaute enthaltenden Phrasen von PJ eine strukturell und zeitlich sehr stereotype Komposition: Die erste Phrase bestand ausschließlich aus tonalen, zweisilbigen Distanzlauten (homogene Phrase). Alle folgenden Phrasen begannen dagegen mit geräuschhaften Bell- oder sonoren Grunzlauten, auf die mehrere tonale Distanzlaute folgten (heterogene Phrasen).

Obwohl die Männchen von PE auch in entspannter Ruuehaltung vokalisiert, wurden die Distanzlaute meist von mächtigen Imponiersprüngen ('jumping displays', RIPLEY, 1967) begleitet. Dabei zeigten die Männchen von PJ eine Reihe artspezifischer

Ausdrucksbewegungen, die bei der anderen Art fehlten. Nur bei PE wurde im Zusammenhang mit der Lautäußerung ein unbehaarter, aufgeblähter Laryngealsack sichtbar. Dieser fungiert offensichtlich als Resonanzkörper. Die Analyse von Distanzlauten eines Tieres mit Kehlsackpenetration ergab einen deutlichen Energieverlust niedriger Frequenzanteile.

Bei beiden Arten fanden sich tageszeitliche Häufungen bezüglich der Rufaktivität, die bei PJ jedoch deutlicher ausgebildet waren. Die höchste Rufrate lag in den frühen Morgenstunden (6.00 bis 8.00 Uhr). Für PJ fanden sich zwei weitere Aktivitätsgipfel zwischen 9.00 und 10.00 Uhr, bzw 15.00 und 16.00 Uhr.

Die Distanzlaute wurden spontan, d.h. ohne ersichtlichen äußeren Anlaß geäußert oder durch externe Stimuli (Gruppenbegegnungen, Distanzrufe benachbarter Gruppen, durch andere Tiere, Fahrzeuge oder umstürzende Bäume verursachter Lärm) ausgelöst.

B) Zweisilbige Bell-Laute (cough bark, grunt bark, Abb.XIII); geräuschhafte, zweisilbige Laute, die vorwiegend oder ausschließlich von erwachsenen Männchen zu hören sind.

Bei den Lauten von PJ (cough bark) handelt es sich um Exhalationslaute mit weitem Frequenzumfang, die mit hohem Schalldruck geäußert wurden. Sie treten fast ausschließlich im Zusammenhang mit motorischen Aktivitäten des Senders auf und dienen vermutlich der Koordination bei Gruppenlokomotionen sowie der Distanzregulation zwischen benachbarten Gruppen.

Die Männchen von PE äußerten ebenfalls zweisilbige geräuschhafte oder Mischlaute (grunt bark), die sich in ihrer Struktur jedoch deutlich von den oben beschriebenen Lauten der anderen Art

unterscheiden. Die mit geringerem Schalldruck geäußerten Laute bestehen aus einer zeitlich gedehnten, schmalbandigen Anfangs- und einer kürzeren, breitbandigen Endsilbe. Beide Silben können durch ein variables Pausenintervall ($\bar{x}$ = 0.03 Sek.) voneinander getrennt sein oder unmittelbar aufeinander folgen. Diese Laute waren im Zusammenhang mit Gruppenwanderungen und Futtersuche in Gebieten mit dichter Vegetation sowie bei Gruppenbegegnungen zu hören, wobei es zwischen den Männchen dabei häufig zu langanhaltenden, antiphonen Rufduellen kam.

C) Imponier- und ♂-Warn-Bellen (pant bark, harsh bark, Abb.XIV); geräuschhafte, ein- oder mehrsilbige Plosivlaute mit weitem Frequenzumfang, die nur von erwachsenen Männchen geäußert werden. Wie bereits erwähnt waren diese Laute Elemente der heterogenen Distanzlaut-Phrasen von PJ. Die Männchen beider Arten äußerten 'harsh barks' bei Begegnungen mit potentiellen terrestrischen Beutegreifern, wobei hinsichtlich der Lautstruktur deutliche artspezifische Unterschiede auffielen: Während die Laute von PJ stets einsilbig waren und sich in keiner Weise von den im Zusammenhang mit Distanzlauten geäußerten unterschieden, waren die Rufe von PE ausschließlich im Kontext der Alarmierung durch Raubfeinde zu hören. Im Unterschied zu PJ variierten die Laute von PE indem mehrsilbige, aus kurzer Exhalations- und gedehnter Inhalationsphase bestehende Ruffolgen geäußert wurden.

Nur einmal konnte bei PE eine vokale Reaktion auf Raubvögel registriert werden. Die von einem Männchen geäußerten kurzen, tonalen Laute (soft bark) wurden durch einen niedrig fliegenden

Raubvogel ausgelöst, bewirkten jedoch außer visueller Aufmerksamkeit und einer kurzen unspezifischen Fluchtreaktion einiger Tiere keine Alarmierung.

D) Grunzlaute (grunt, honk, Abb.XV); geräuschhafte, niederfrequente Laute mit geringem Frequenzumfang. Bei beiden Arten bewirkte die Vokalisation kurzer Grunzlaute (grunt) Distanzvergrößerung zwischen dem Expedienten und anderen Gruppenmitgliedern. Bei PJ traten vergleichbar strukturierte Laute auch bei affiliativen Annäherungen zwischen Gruppenmitgliedern auf, in deren Folge es häufig zu engem physischen Kontakt (soziale Fellpflege, Kontaktsitzen) kam.

Nur von erwachsenen Männchen der Art PE waren zeitlich gedehnte, sehr schmalbandige Grunzlaute (honk) zu hören, wenn diese in unübersichtlichem Gelände oder auf den Schlaffelsen dem Alpha-Tier begegneten. Den begleitenden Verhaltensweisen nach zu urteilen handelte es sich bei dieser Vokalisation um Beschwichtigungslaute subordinanter Tiere.

E) Sonores Grunzen (ho-ho call, Abb.XV); kurze, geräuschhafte Laute, die typischerweise als kurze Phrasen von erwachsenen Männchen und Weibchen der Art PJ geäußert werden. Besonders häufig trat diese Vokalisation im Zusammenhang mit den Distanzuruf-Sequenzen der Männchen auf. Weitere Auslöser waren Gruppenbegegnungen sowie laute, durch umstürzende Bäume, Elefanten oder Fahrzeuge verursachte Geräusche.

F) Keuchen (cough, Abb.XVI A/B); kurzer geräuschhafter ein- oder zweisilbiger Laut, der einzeln (PJ) oder in Kombination mit anderen Lautmustern (PE) geäußert wird. Typischerweise korrelierten diese Laute mit lokomotorischen Gruppenaktivitäten. Hochfrequente antiphone Keuchserien waren zu hören, wenn sich die Languren bei der Nahrungssuche gegenseitig von besonders günstigen Futterstellen verdrängten oder wenn sich zwei Gruppen im Feld begegneten, wobei in letztgenannten Situationen die Laute offensichtlich gegen Mitglieder der anderen Gruppe gerichtet waren. Diese Beobachtungen deuten auf eine distanzregulierende Funktion dieses Lautes hin.

G) Schlucken (hiccup, Abb.XVI C/D); kurze, tonale frequenzmodulierte Laute mit mehreren harmonischen Oberfrequenzen. Bei PJ wurde die Vokalisation durch entfernt auftauchende terrestrische Beutegreifer ausgelöst und bewirkte bei allen Gruppenmitgliedern erhöhte visuelle Aufmerksamkeit und eine Phase motorischer Ruhe. Bei PE wurden die Laute vor allem durch die Annäherung anderer Gruppen ausgelöst und bewirkte gleichfalls erhöhte visuelle Aufmerksamkeit und Gruppen-Kohäsion.

H) Alarmlaut (alarm call, Abb.XVII); sehr kurze, tonale oder kombinierte Laute mit starker Frequenzmodulation. Die nur von erwachsenen Weibchen und Jugendlichen geäußerten Laute waren bei Begegnungen mit terrestrischen Beutegreifern zu hören und unterschieden sich hinsichtlich ihrer Struktur deutlich von den bereits beschriebenen Warnlauten erwachsener Männchen. Neben den

tonalen, stark modulierten Frequenzanteilen fand sich bei einigen der untersuchten Laute eine energiearme, geräuschhafte Komponente.

I) Grollen (rumble, Abb.XVIII A/B); gedehnter Mischlaut mit harmonischen Oberfrequenzen und unregelmäßiger Frequenzmodulation mit niedriger Amplitude. Dieser Laut wurde geäußert wenn sich Gruppenmitglieder einander annäherten, umarmten (ritualisierte Begrüssung und Beschwichtigung) oder im Zusammenhang mit Dominanzaufreiten zwischen männlichen Gruppenmitgliedern sowie spielerischen Kontakten Jugendlicher.

J) Grollschrei (rumble scream, Abb.XVIII C); geräuschhafter Laut, der ausschließlich von adulten und subadulten Männchen der Art PE im Zusammenhang mit agonistischen Männchen-Interaktionen geäußert wurde. Subordinante Tiere reagierten mit diesen Lauten auf plötzliche Begegnungen oder Drohattacken dominanter Geschlechtsgenossen. Die gleichen Laute waren von ranghohen Männchen zu hören, wenn diese gegen Kopulationen des Alpha-Männchens intervenierten.

K) Isolationslaut (isolation peep, Abb.XIX A); tonaler, zeitlich stark gedehnter Laut mit hoher, unmodulierter Grundfrequenz. Isolationslaute wurden nur von Kindern und Jugendlichen der Art PE geäußert. Auslöser für diese Rufe war physischer und/oder visueller Kontaktverlust zwischen Sender und Mutter bzw. anderen protektiven Weibchen.

L) Zwitschern und Pfeifen (warble, whistle, Abb.XIX B/C); gedehnte, tonale Laute mit gleichmäßiger oder irregulärer Frequenzmodulation. Die Diskrimination beider Lauttypen basierte auf Unterschieden bezüglich der Amplitude und Häufigkeit der Frequenzmodulation. Kinder äußerten die Rufe im Spiel oder bei Annäherung an erwachsene Tiere, jugendliche und erwachsene Weibchen richteten die Laute in einer Art Haßreaktion gegen sich paarende Gruppenmitglieder oder Tiere anderer Gruppen. Ein Großteil der analysierten Laute wies intermediäre Strukturmerkmale auf, die auf Strukturübergänge zwischen beiden Lauttypen hindeuten.

M) Kontaktlaut (contact tremolo, Abb.XIX D); zeitlich gedehnter Mischlaut mit harmonischen, modulierten Oberfrequenzen. Während Dauer und Frequenzumfang der Laute beider Arten weitgehend übereinstimmte, waren die Laute von PJ durch deutlich rhythmische Frequenzmodulationen ($\bar{x}$ = 2.14 kHz) gekennzeichnet. Kontaklaute wurden mit Ausnahme von adulten Männchen und Infantes von Tieren aller Altersklassen im Zusammenhang mit affiliativen Interaktionen (Umarmungen, Kopf-Brust-Kontakt ventro-ventraler Klammerhaltung) geäußert.

N) Schreilaute (squeal, shriek, Abb.XX A/B); tonale oder Mischlaute, die bezüglich Dauer, Bandbreite und Frequenzmodulation große Variabilität aufweisen. Im wesentlichen fanden sich zwei unterschiedliche Grundmuster, die durch eine Vielzahl von intermediär strukturierten Übergangsformen miteinander verbunden waren. Die tonalen, durch mehrere harmonische Oberfrequenzen

gekennzeichneten Schreilaute (squeal) zeigten unregelmäßige Frequenzmodulationen hoher Amplitude. Kinder äußerten tonale Schreilaute, wenn ihre Kontaktbemühungen (Trinkversuch, ventro-ventrale Ruheposition) von der Mutter abgewiesen oder nicht beachtet wurden. Seltener trat der Laut auch im Zusammenhang mit agonistischen Interaktionen zwischen erwachsenen oder jugendlichen Gruppenmitgliedern auf.

Deutlich unterscheidbar davon findet sich ein zweiter Lauttyp, bei dem die diskreten Frequenzbänder von energiereichen geräuschhaften Lautanteilen überlagert sind (shriek). Neben agonistischen Intragruppen-Interaktionen tauchte dieser Laut bei beiden Arten im Zusammenhang mit den Distanzrufen und Imponiersprüngen erwachsener Männchen auf. Sobald die Vokalisation des Männchens begann, äußerten männliche und weibliche Kinder (älter als 3 Monate) kollektive Schreilautserien, die eindeutig gegen das rufende Männchen gerichtet waren. Bei PE rannten die schreienden Kinder häufig auf das Männchen zu und initiierten physischen Kontakt (Dominanzaufreiten, Umarmen). Nach den Beobachtungen dieser Untersuchung verschwindet diese Interaktionsform mit etwa 18 Monaten aus dem Verhaltensrepertoire juveniler Tiere.

0) Weinen (whailing, Abb.XX C/D); tonale, frequenzmodulierte Laute, die von Kindern und Jugendlichen geäußert wurden, wenn Bemühungen um ventro-ventrale Ruheposition oder Trinkversuche von der Mutter oder einem anderen protektiven Weibchen abgewiesen wurden.

P) Keckern (snarl); tonale, frequenzmodulierte Laute, die nur von erwachsenen Weibchen der Art PJ zu hören waren. Die Lautäusserung trat auf, wenn sich das Alpha-Männchen den Weibchen unter Drohgebärden näherte. In den wenigen beobachteten Fällen trugen die vokalisierenden Weibchen kleine, noch nicht umgefärbte Kinder und flüchteten vor dem Männchen.

Q) Milchquarren (milk grumble); entspricht bezüglich Kontext und akustischem Charakter dem für *Macaca silenus* beschriebenen Laut. Dieser war nur von Kindern der Art PE zu hören, konnte jedoch in keinem Fall aufgezeichnet werden, weshalb Angaben zur Struktur fehlen.

R) Zähneknirschen, Zähneschnattern (teeth grinding, teeth chattering, Abb.XXI): Das Zähneknirschen der erwachsenen Männchen beider Arten gleicht bezüglich Lautstruktur und Kontext der für MS beschriebenen Lautgebung.

Deutlich davon zu unterscheiden war das durch rasches Reiben der Molaren erzeugte 'Zähneschnattern' (teeth chattering) der erwachsenen Weibchen von PE, welches ausschließlich im Zusammenhang mit sozialer Fellpflege vom aktiven Interaktionspartner (groomer) zu hören war.

Die qualitativen Untersuchungen zur vokalen Kommunikation der beiden Langurenarten ergaben für PJ ein Lautrepertoire von mindestens 18, für die Art PE wenigstens 21 unterschiedliche Lauttypen. Die Repertoires beider Arten waren durch Laute mit

stabilen Strukturmerkmalen gekennzeichnet. Häufige, mehrdimensionaler Strukturvariabilität fand sich nur bei den Schreilaute (squeal, shriek), den zweisilbigen Grunzlauten von PE (grunt bark) sowie den tonalen, frequenzmodulierten Kontaktlauten (warble, whistle, contact tremolo, isolation peep).

Wie aus Tab.6 (Seite 63) ersichtlich konnten unter Berücksichtigung struktureller und kontextspezifischer Kriterien 14 Laute als äquivalent eingestuft werden, bei zwei Lauten (cough bark, grunt bark) stimmten zwar Sendergruppe und Verhaltenskontext in dem die Laute zu hören waren weitgehend überein, die Strukturmerkmale zeigten jedoch auffällige, artspezifische Unterschiede.

Tab. 5: Presbytitis johnii (PJ) und Presbytitis entellus (PE): Mittelwert und Standardabweichung (in Klammern) der analysierten Laute (die Streuung wurde nur für Stichproben mit mehr als 10 Lauten berechnet).

Art	Lautmuster	N	Grund- frequenz (kHz)	Modulation der Grundfrequenz (kHz)	Frequenz- umfang (kHz)	Energie- maximum (kHz)	Dauer (s)
PJ	loud call (E)	159	0.30 (0.06)	0.30 (0.10)	4.15 (3.29)	0.31 (0.17)	0.13 (0.05)
PJ	loud call (I)	108	0.32 (0.06)	0.35 (0.16)	1.07 (0.92)	0.32 (0.05)	0.13 (0.04)
PE	loud call (E)	49	0.25 (0.05)	0.20 (0.08)	2.64 (1.28)	0.31 (0.13)	0.33 (0.13)
PE	loud call (I)	27	0.29 (0.08)	0.20 (0.07)	1.33 (0.87)	0.37 (0.15)	0.24 (0.13)
PJ	harsh bark	34	base line	-	10.64 (2.90)	2.90 (0.55)	0.11 (0.03)
PE	harsh bark (E)	85	base line	-	8.98 (1.88)	1.48 (0.42)	0.10 (0.02)
PE	harsh bark (I)	32	0.25 (0.09)	0.20 (0.80)	5.19 (1.12)	0.77 (0.11)	0.22 (0.07)
PJ	teeth grinding	18	0.38 (0.10)	-	0.81 (0.60)	0.38 (0.10)	0.01 -
PE	teeth grinding	15	0.43 (0.07)	0.33 (0.12)	2.15 (0.94)	1.24 (0.26)	0.01 -
PJ	cough bark	52	0.21 (0.05)	0.10 (0.03)	7.32 (2.19)	1.66 (0.67)	0.18 (0.03)
PE	grunt bark*	126	1.06 (0.21)	0.15 -	3.10 (2.34)	1.05 (0.25)	0.18 (0.09)
PE	grunt bark**	126	base line	-	5.58 (3.13)	1.46 (0.83)	0.05 (0.03)
PJ	grunt	21	0.29 (0.14)	0.18 (0.15)	8.12 (3.67)	2.73 (0.77)	0.07 (0.03)
PE	grunt	28	0.16 (0.07)	0.20 -	4.17 (2.58)	1.10 (0.46)	0.06 (0.02)
PJ	rumble	8	0.44 -	0.10 -	1.82 -	1.29 -	0.18 -
PE	rumble	42	0.15 (0.03)	0.17 (0.10)	2.33 (1.47)	0.88 (0.29)	0.34 (0.34)
PJ	cough	31	0.24 (0.13)	0.21 (0.06)	3.72 (1.77)	1.76 (0.90)	0.07 (0.02)
PE	cough	23	1.33 (0.27)	-	8.22 (2.76)	3.71 (1.69)	0.04 (0.03)
PJ	alarm call	62	0.58 (0.14)	0.30 (0.07)	10.04 (2.69)	4.45 (2.43)	0.07 (0.02)
PE	alarm call	15	0.46 (0.11)	0.36 (0.10)	12.80 (2.35)	6.67 (2.49)	0.08 (0.04)
PJ	warble	37	4.66 (0.71)	3.88 (0.97)	6.10 (2.94)	4.84 (0.85)	0.64 (0.24)
PE	warble	50	5.12 (1.42)	3.44 (1.64)	10.92 (2.07)	5.51 (1.47)	1.02 (0.32)
PJ	whistle	59	5.11 (1.81)	4.18 (1.31)	10.29 (2.83)	5.25 (1.74)	0.34 (0.22)
PE	whistle	40	4.14 (1.03)	3.73 (1.66)	8.44 (3.72)	3.99 (1.05)	0.83 (0.24)
PJ	shriek	9	base line	-	11.65 -	4.33 -	0.64 -
PE	shriek	39	4.74 (1.51)	3.98 (1.89)	9.73 (4.29)	5.53 (1.47)	0.90 (0.47)
PJ	squeal	42	5.12 (1.20)	1.91 (1.16)	6.79 (2.87)	6.30 (6.67)	0.22 (0.13)
PE	squeal	39	3.91 (0.97)	4.26 (1.83)	11.32 (3.04)	4.34 (0.86)	0.78 (0.20)
PJ	hiccup	40	0.44 (0.12)	0.21 (0.08)	2.80 (1.64)	0.98 (0.29)	0.06 (0.02)
PE	hiccup	24	0.50 (0.15)	0.21 (0.06)	3.24 (2.49)	0.80 (0.31)	0.06 (0.01)

E= Exhalationsphase; I= Inhalationsphase; * = erstes Segment; ** = zweites Segment.

base line= Lage der Grundfrequenz unterhalb 0,15 kHz.

Fortsetzung Tabelle 5:

Art	Lautmuster	N	Grund- frequenz (kHz)	Modulation der Grundfrequenz (kHz)	Frequenz- umfang (kHz)	Energie- maximum (kHz)	Dauer (s)
PJ	whailing	10	0.74 (0.02)	0.58 (0.20)	3.38 (2.88)	1.33 (0.99)	0.12 (0.11)
PE	whailing	13	0.95 (0.43)	0.88 (0.44)	8.74 (3.39)	2.22 (1.23)	0.50 (0.20)
PJ	contact tremolo	34	1.65 (1.21)	2.14 (1.65)	10.69 (4.22)	3.28 (1.61)	0.33 (0.27)
PE	contact tremolo	16	0.48 (0.08)	0.24 (0.18)	8.32 (3.10)	3.77 (1.45)	0.31 (0.34)
PJ	snarl	2	0.75 -	0.50 -	2.38 -	1.38 -	0.05 -
PJ	ho-ho call	9	0.48 -	0.28 -	2.02 -	0.48 -	0.10 -
PJ	pant bark	24	0.21 (0.06)	0.21 (0.07)	5.22 (2.25)	1.80 (0.53)	0.18 (0.12)
PE	soft bark	3	0.20 -	-	0.57 -	-	0.16 (-)
PE	honk	5	0.45 -	0.30 -	0.83 -	0.79 -	0.89 (-)
PE	rumble scream	11	0.24 (0.04)	0.22 (0.06)	4.77 (2.10)	1.30 (0.55)	0.28 (0.31)
PE	isolation peep	15	6.09 (1.56)	3.75 (0.92)	7.92 (3.16)	6.18 (1.58)	1.11 (0.31)

3.1.4 Alters- und geschlechtsspezifische Merkmale:

Wie die Angaben in Tab.6 zeigen, fanden sich bei beiden Arten markante alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede im vokalen Verhalten. So betrug bei beiden Arten der Anteil Männchen-spezifischer Laute mehr als 25% des Gesamtrepertoires während das Repertoire erwachsener Weibchen weitgehend mit dem jüngerer Tiere übereinstimmte. Die Existenz völlig unterschiedlich strukturierter Warnlaute bei den adulten Männchen illustriert in besonderer Weise die gravierenden alters- und geschlechtsspezifischen Differenzen im vokalen Verhalten beider Langurenarten. Auffallend ist dagegen das Fehlen infant-spezifischer Lautmuster. Nur bei der Art PE fand sich ein Laut (milk grumble), der ausschließlich von Tieren dieser Altersklasse geäußert wurde und im Verlauf der frühen Ontogenese aus dem Lautrepertoire verschwand.

Tab. 6: Alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede im Lautrepertoire von *Presbytis johnii* und *P. entellus*:

Alter und Geschlecht des Sendertieres	P. johnii				P. entellus				Äquivalenz
	A♂	A♀	J	I	A♂	A♀	J	I	
Lautmuster:									
1) loud call	x				x				K/S
2) harsh bark	x				x				K/S
3) teeth grinding	x				x				K/S
4) cough-/grunt-bark	x				x	x			K
5) grunt	x	x			x	x			?/S
6) rumble	x	x			x	x			K/S
7) cough		x	x	x		x	x	x	K/S
8) alarm call		x	x			x	x		K/S
9) warble		x	x	x		x	x	x	K/S
10) whistle		x	x	x		x	x	x	K/S
11) shriek		x	x	x		x	x	x	K/S
12) squeal		x	x	x		x	x	x	K/S
13) hiccup	x	x	x	x	x	x	x	x	?/S
14) whailing			x	x			x	x	K/S
15) contact tremolo		x	x	?		x	x	?	K/S
16) snarl		x			-	-	-	-	
17) ho-ho call	x	x	x		-	-	-	-	
18) pant bark	x				-	-	-	-	
19) rumble scream	-	-	-	-	x				
20) soft bark	-	-	-	-	x				
21) honk	-	-	-	-	x				
22) teeth chattering	-	-	-	-		x			
23) isolation piep	-	-	-	-			x	x	
24) milk grumble				?				x	

K= kontextäquivalent, S= strukturäquivalent.

3.2 Ermittlung der relativen Häufigkeitsverteilung:

Die Ermittlung der relativen Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Lauttypen erfolgte anhand von Tonbandmaterial, welches bei Gruppenbeobachtungen aufgezeichnet wurde. Ziel dieses Arbeitsschrittes war die quantitative Erfassung und Zuordnung aller aufgezeichneten Lautäußerungen, während Alter und Geschlecht des Sendertieres, die absolute Gruppengröße sowie die Anzahl der vokalisierenden Tiere unberücksichtigt blieben. Bei allen untersuchten Arten kam es mehrmals am Tag zu längeren Ruhepausen, in denen die Gesamtaktivität, einschließlich der Vokalisationsrate sehr gering war und in denen deshalb nur in Ausnahmefällen Lautaufnahmen durchgeführt wurden. Für die folgende Untersuchung wurde Tonmaterial verwendet welches das Lautgeschehen in sozial und motorisch aktiven Phasen repräsentiert. Um die Ergebnisse dieses Untersuchungsabschnitts mit den folgenden quantitativen Erhebungen (Fokustierbeobachtungen) vergleichen zu können, wurden die Realwerte auf ein Zeitintervall von 10 Stunden normiert.

Ergebnisse:

3.2.1 *Macaca silenus* und *M.radiata*:

Das für diese Untersuchung verwendete Material stammte von zwei Gruppen der Art MS und bezog sich auf einen Gesamtzeitraum von 22.3 Stunden in denen insgesamt 15 896 Laute registriert wurden. Die Ergebnisse der beiden Beobachtungsgruppen sind in Abb.5 dargestellt. Trotz unterschiedlicher Erfassungszeiträume zeigten

sich bei beiden Gruppen vergleichbare Verteilungsmuster. Auffällige Unterschiede wurden bei den 'isolation whoos', den 'twits' sowie den Kopulations- und Warnlauten registriert.

Die Feldbeobachtungen deuteten an, daß die Anzahl der Warnlautvokalisationen in entscheidendem Maße von der Art des Beutegreifers sowie dem situativen Kontext (z.B. Ort und Tageszeit der Begegnung) beeinflusst wird. Bei Anwesenheit von Traglingen in der Gruppe lösten Begegnungen mit Raubtieren stärkere Alarmierung und höhere Vokalisationsraten aus als in Vergleichssituationen, wenn Tiere dieser Altersgruppe fehlten; Raubvögel bewirkten im Allgemeinen höhere Rufraten als terrestrische Raubtiere.

Kopulationslaute von Männchen und Weibchen wurden nur in einer Gruppe registriert. Diese streng kontextspezifischen Laute waren ausschließlich während der beiden Fortpflanzungsperioden (Juni bis August und Oktober bis Dezember) zu hören. Um detaillierte Beobachtungen zum Sexualverhalten durchzuführen, konzentrierten sich die Beobachtungen in diesem Zeitraum vor allem auf eine der Gruppen (MS-1), weshalb diese Laute im Material der anderen Gruppe unterrepräsentiert waren.

Die in Tab.7 (Seite 70) dargestellten Summenwerte der Daten beider Gruppen lassen eine erhebliche Disproportionalität bezüglich der Repräsentation der verschiedenen Laute an der Gesamtvokalisationsrate erkennen. Mehr als die Hälfte aller registrierten Ereignisse entfiel auf ein einziges Lautmuster (contact whoo; 63.26 %). In der Rangskala der Häufigkeitsverteilung folgten threat rattle (5.9%), isolation whoo (5.4%) und Warnlaute (5%), der Anteil der restlichen 17 Laute betrug nur noch etwa 20%.

Das für MR analysierte Lautmaterial umfaßte einen Zeitraum von 12.5 h in dem 12 413 Laute registriert wurden. Ähnlich wie bei MS zeigten sich auch zwischen den Gruppen dieser Art Abweichungen in der Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Laute (Abb.6). Unterschiedliche Häufigkeiten fanden sich neben den Warn- und Kopulationslauten bei den 'growls', 'contact whoos', 'nontonal screams' und 'chuckles'. Die letztgenannten Laute werden von Tieren verschiedener Alters- und Geschlechtsgruppen im Zusammenhang mit unterschiedlichen sozialen Interaktionen geäußert.

Referenz zu den Abszissenskalierungen in Abb.5:

M.silenus + M.radiata

1) contact whoo	M.silenus
2) isolation whoo	18) loud call
3) long distance whoo	19) milk grumble
4) greeting	20) wheeping
5) threat rattle	21) teeth grinding
6) growl	
7) bark	M.radiata
8) alarm call	18) contact rattle
9) twit	19) chuckle
10) shriek/squeal	20) cluck
11) nontonal scream	21) arched scream
12) squeak	22) whistle
13) yap	23) hack
14) ♂-copulation call	24) mounting grunt
15) ♀-copulation call	25) vibrato growl
16) babble	
17) sneeze	

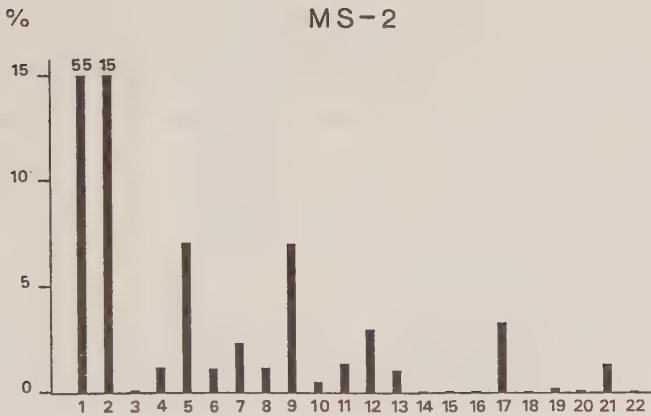
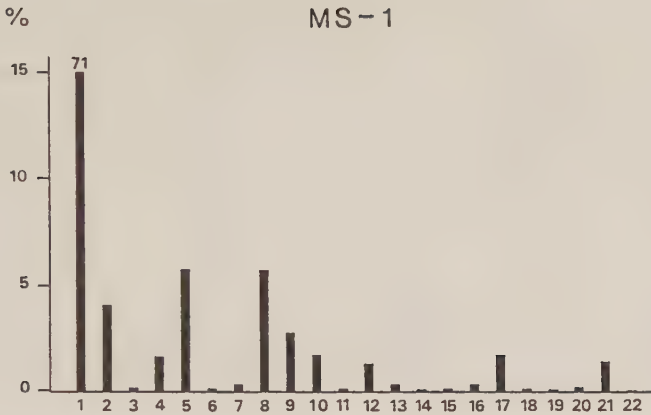


Abb. 5: Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Laute in den zwei Beobachtungsgruppen von *Macaca silenus* (MS). Die Ordinate zeigt den prozentualen Anteil, mit dem die einzelnen, durch Nummern gekennzeichneten Lauttypen an der registrierten Gesamtvokalisationsrate beteiligt waren. Hinweise auf die Abszissenskalisierung finden sich in der Referenztablelle auf der gegenüberliegenden Seite.

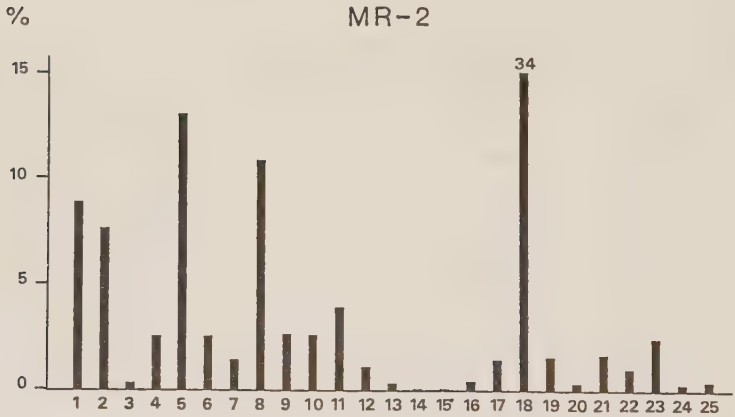
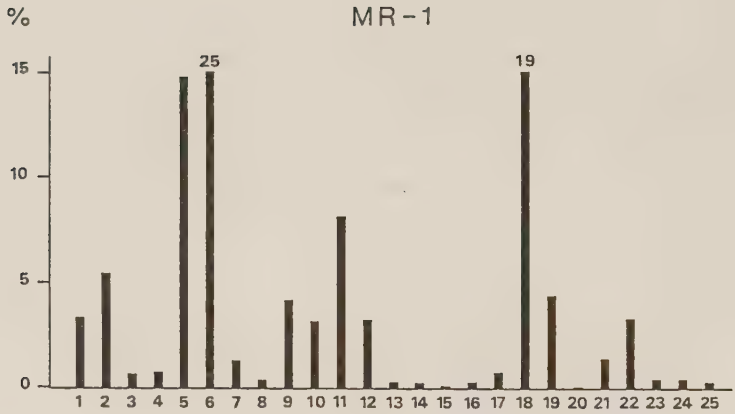


Abb. 6: Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Laute in den zwei Beobachtungsgruppen von *Macaca radiata* (MR). Die Ordinate zeigt den prozentualen Anteil, mit dem die einzelnen, durch Nummern gekennzeichneten Lauttypen an der registrierten Gesamtvokalisationsrate beteiligt waren. Hinweise auf die Abszissenskalierung finden sich in der Referenztafel auf Seite 66.

Anzeichen für einen Einfluß externer Faktoren deutete sich bei den 'screams' und den 'growls' an. Beide waren vorwiegend im Verlauf von Gruppenbegegnungen, letztere auch von rivalisierenden Männchen bei der Nahrungssuche zu hören. Nahrungsquellen mit sehr hoher Futterkonzentration (schwärmende Termiten, fruchttragende Bäume etc.) standen nur saisonal zur Verfügung weshalb hinsichtlich der Vokalisationsrate der 'growls' deutliche jahreszeitliche Schwankungen zu erwarten sind. Obwohl Begegnungen zwischen den Gruppen täglich vorkamen, waren auch hier, vermutlich ebenfalls in Abhängigkeit zum Nahrungsangebot, jahreszeitliche Unterschiede zu erkennen.

Aus den in Tab.7 dargestellten Summenwerten ergibt sich für die Häufigkeitsverteilungen der verschiedenen Laute von MR ein vergleichsweise ausgeglichenes Verhältnis. Der häufigste Laut dieser Art (contact rattle) machte nur 29.3% der Gesamtvokalisationsrate aus. An zweiter Position folgte, wie bei MS, der 'threat rattle' (13.8%). Die bei MS so dominierenden 'contact whoos' lagen bei MR mit nur 5.9% an fünfter Stelle.

Um einen direkten Vergleich der für beide Arten ermittelten Werte zu ermöglichen wurde für die äquivalenten Lauttypen ein Häufigkeitsindex (HI) ermittelt. Dieser berechnete sich aus

$$\frac{A - B}{A + B}$$

$$A + B$$

wobei A und B dem prozentualen Anteil eines äquivalenten Lautmusters an der Gesamtvokalisationsrate der jeweiligen Art entsprechen. Bei völliger Übereinstimmung beträgt der Index 0, bei maximaler Differenz 1.

Tab. 7: Vergleich der relativen Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Lautmuster bei *Macaca silenus* und *M. radiata*: Der erste Wert in den Mittelkolumnen entspricht den auf 10 h normierten Realwerten, der zweite den korrespondierenden Prozentwerten.

Vokalisations- rate/ 10 h	M.silenus (n= 7133.5)	M.radiata (n= 10301.0)	HI
	A	B	$\frac{A - B}{A + B}$
contact whoo	4940.0 (69.25%)	613.3 (5.95%)	0.842
threat rattle	420.9 (5.90%)	1312.1 (13.81%)	0.401
isolation whoo	391.8 (5.49%)	650.6 (6.32%)	0.070
alarm call	365.3 (5.12%)	545.2 (5.30%)	0.017
twit	233.8 (3.28%)	341.1 (3.31%)	0.005
sneeze	134.2 (1.88%)	143.6 (1.40%)	0.146
shriek	110.8 (1.55%)	287.1 (2.79%)	0.286
greeting	109.5 (1.54%)	165.0 (1.61%)	0.022
squeak	104.1 (1.46%)	194.2 (1.89%)	0.128
growl	96.9 (1.36%)	1236.5 (12.00%)	0.796
bark	38.6 (0.54%)	126.1 (1.22%)	0.386
yap	26.9 (0.38%)	25.7 (0.25%)	0.206
babble	17.5 (0.26%)	27.4 (0.27%)	0.019
scream	16.2 (0.23%)	564.3 (5.48%)	0.919
long dist. whoo	7.6 (0.10%)	63.9 (0.62%)	0.722
♀-copulation call	4.5 (0.06%)	0.8 (0.01%)	0.714
♂-copulation call	1.3 (0.02%)	7.5 (0.07%)	0.556
weeping	96.9 (1.36%)	-----	
milk grumble	8.5 (0.12%)	-----	
loud call	4.9 (0.07%)	-----	
teeth grinding	0.9 (0.01%)	-----	
contact rattle	-----	3140.2 (30.48%)	
chuckle	-----	269.7 (2.62%)	
whistle	-----	195.0 (1.89%)	
arched scream	-----	192.5 (1.87%)	
hack	-----	131.1 (1.27%)	
vibrato growl	-----	29.9 (0.29%)	
mounting grunt	-----	26.6 (0.26%)	
cluck	-----	11.6 (0.11%)	

Die entsprechenden Indizes der einzelnen Laute sind in Tabelle 7 enthalten.

Für 6 der 17 äquivalenten Laute lag der HI überdurchschnittlich hoch (≥ 0.5). Maximal war die Divergenz bei den 'screams' (HI= 0.9) und den 'contact whoos' (HI= 0.8). Differenzen geringeren Ausmaßes fanden sich bei den Kopulationslauten, den 'long distance whoos' sowie den 'growls'. Fünf der 17 äquivalenten Laute wurden bei beiden Arten mit annähernd identischer Häufigkeit geäußert (HI ≤ 0.1).

3.2.2 Presbytis johnii und P.entellus:

Das für die Ermittlung der relativen Häufigkeitsverteilung der Laute von PJ analysierte Tonmaterial umfaßte einen Zeitraum von 29 Stunden, in dem 9752 Lautereignisse registriert wurden. Wie aus Abb.7 ersichtlich traten auch bei den Beobachtungsgruppen dieser Art Abweichungen bezüglich der Häufigkeit einiger Laute auf. Deutliche Differenzen fanden sich bei fünf Lauten (cough bark, contact tremolo, shriek, squeal, alarm call) sowie dem Zähneknirschen. Der Großteil dieser Laute wird von Männchen und Weibchen verschiedener Altersklassen geäußert und war, mit Ausnahme der Warnlaute bei sozialen Interaktionen innerhalb der Gruppe zu hören. Auffällige Individuen-spezifische Unterschiede konnten hinsichtlich des 'Zähneknirschens' festgestellt werden: Während das Männchen der Gruppe PJ-1 diese geräuschhaften Laute nur gelegentlich bei Begegnungen mit benachbarten Gruppen äußerte, stellten dieselben bei dem Männchen der anderen Gruppe das obligate Präludium für dessen Distanzrufsequenzen dar.

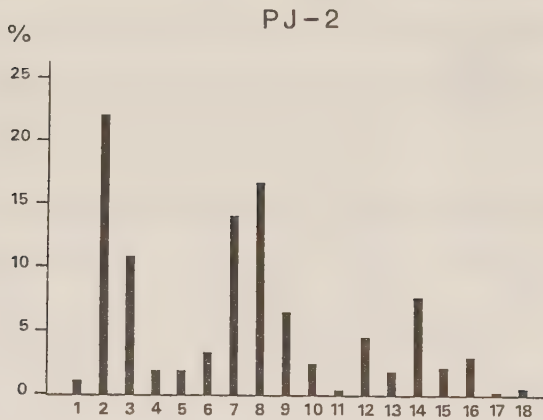
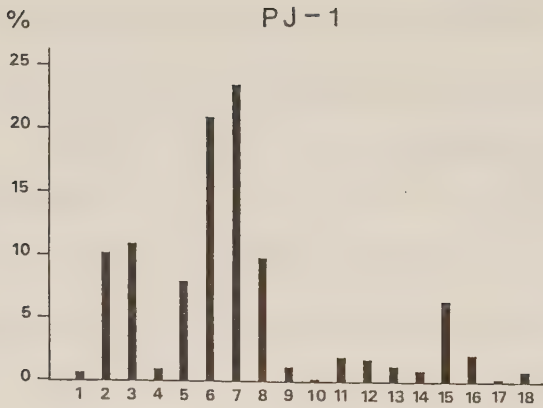


Abb. 7: Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Laute in den zwei Beobachtungsgruppen von *Presbytis johnii* (PJ). Die Ordinate zeigt den prozentualen Anteil, mit dem die einzelnen, durch Nummern gekennzeichneten Lauttypen an der registrierten Gesamtvokalisationsrate beteiligt waren. Hinweise auf die Abszissenskalierung finden sich in der Referenztable auf Seite 73.

Referenz zur Abszissenskalierung in Abb.7:

Presbytis johnii:

1) loud call	10) rumble
2) hiccup	11) harsh bark
3) cough	12) ♀-alarm call
4) grunt	13) wailing
5) shriek	14) teeth grinding
6) squeal	15) cough bark
7) whistle	16) ho-ho call
8) warble	17) snarl
9) contact tremolo	18) pant bark

Die auf 10 h normierten Summenwerte beider Gruppen finden sich in Tab.8 (Seite 74). Hohe Anteile entfielen danach bei PJ auf den 'whistle' (18%), 'hiccup' (16%), 'warble' (13%), 'squeal' (11%) und 'cough' (10%). Nur bei drei Lauten (loud call, pant bark und snarl) betrug der Anteil am Gesamtlautgeschehen weniger als 1%. Insgesamt weisen diese Ergebnisse also auf ein relativ homogenes Lautverhalten hin.

Die für PE ermittelten Werte bezogen sich auf einen Zeitraum von 13 Stunden, in denen 13 501 Lautereignisse registriert wurden. Wie bereits eingangs erwähnt, stand für diesen Untersuchungsabschnitt nur eine Gruppe dieser Art zur Verfügung.

Tab.8: Vergleich der relativen Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Laute von P.johnii und P.entellus: Die ersten Werte in den Mittelkolumnen entsprechen den auf 10 h normierten Realwerten, die zweiten den korrespondierenden Prozentwerten.

Vokalisations- rate/ 10 h	P.johnii (n= 8288.9)		P.entellus (n= 10 602.8)		HI
	A		B		$\frac{A - B}{A + B}$
whistle	524.8	(18.35%)	2040.3	(19.24%)	0.024
hiccup	471.7	(16.49%)	172.0	(1.62%)	0.821
warble	384.0	(13.43%)	989.5	(9.33%)	0.180
squeal	326.7	(11.43%)	1478.8	(13.95%)	0.099
cough	308.5	(10.79%)	348.7	(3.29%)	0.533
shriek	133.1	(4.65%)	442.9	(4.18%)	0.053
teeth grinding	127.3	(4.45%)	967.5	(9.13%)	0.345
cough-/grunt-bark	115.2	(4.03%)	2509.9	(23.76%)	0.709
contact tremolo	112.8	(3.95%)	163.4	(1.54%)	0.439
alarm call	90.7	(3.17%)	69.1	(0.65%)	0.660
whailing	42.1	(1.47%)	238.0	(2.24%)	0.208
grunt	38.3	(1.34%)	256.8	(2.42%)	0.287
rumble	36.2	(1.27%)	95.8	(0.90%)	0.171
harsh bark	29.7	(1.04%)	193.2	(1.82%)	0.273
loud call	28.0	(0.98%)	145.3	(1.37%)	0.166
ho-ho call	71.1	(2.49%)	-----		
pant bark	16.2	(0.57%)	-----		
snarl	3.5	(0.12%)	-----		
isolation piep	-----		284.3	(2.68%)	
rumble scream	-----		53.4	(0.50%)	
milk grumble	-----		40.1	(0.38%)	
honk	-----		8.6	(0.08%)	
soft grunt	-----		5.5	(0.05%)	

Die in Tab.8 enthaltenen Werte der Art PE deuten auf eine im Vergleich zu PJ erhöhte Disproportionalität hinsichtlich der relativen Häufigkeitsverteilung hin. Der größte Anteil aller registrierten Laute entfiel auf den 'grunt bark' (23%), die bei PJ dominierenden 'whistles' lagen bei PE mit 19% an zweiter Position, 'squeals' machten 13% aller registrierten Laute aus. Bei 7 Lauten dieser Art betrug der Anteil am gesamten Lautgeschehen weniger als 1%.

Die in Tab.8 dargestellten Vergleichswerte (HI) lassen trotz beträchtlicher Unterschiede hinsichtlich der Gesamtvokalisationsrate und Häufigkeitsverteilungen ein hohes Maß an Übereinstimmung zwischen beiden Langurenarten erkennen: Nur bei drei Lauten (hiccup, cough, alarm call) ließen die Indizes auffällige Differenzen erkennen ($HI > 0.5$). Nahezu identische Anteile am Lautgeschehen beider Arten hatten die 'whistles', 'squeals' und 'shrieks'.

3.3 Demographische Merkmale im Vokalverhalten:

Erste Hinweise auf demographische Unterschiede im vokalen Verhalten ergaben sich bereits aus den Ergebnissen der unter 3.1.2 bzw. 3.1.4 beschriebenen Untersuchungsabschnitte. Für eine quantitative Erfassung dieser Merkmale wurden im Feld Daten ausgewählter Fokustiere (FT) gesammelt. Bei diesen handelte es sich um typische Vertreter der in 2.8 definierten Altersklassen (AK). Während die Identifikation der jugendlichen und erwachsenen FT in allen Fällen sichergestellt werden konnte, war dies bei den Infantes beider Langurenarten oft nur bedingt möglich. Der

Hauptgrund dafür lag in den marginal ausgebildeten sekundären Geschlechtsmerkmalen der Tiere dieser Altersgruppe. Zusätzliche Komplikationen bereitete die Tatsache, daß die Kinder regelmäßig an verschiedene Weibchen weitergereicht wurden, weshalb letztere als Referenz für die Identität des Kindes ungeeignet waren. Deshalb wurde bei allen vier Arten auf eine Geschlechtsdifferenzierung dieser Altersklasse verzichtet.

Für die Vertreter jeder Alters- und Geschlechtsklasse (AGK) wurde eine Mindestbeobachtungsdauer von 10 h angestrebt, die jedoch in drei Fällen (subadulte ♂♂ der Art PJ und MS, sowie juvenile ♂♂ von MS) unterschritten wurde.

Für die Erfassung des Lautgeschehens wurde ein konstantes Zeit-raster (1 Epoche= 5 Minuten) zugrunde gelegt. Wie bereits erwähnt zeigten die Vokalisationsraten aller vier Arten deutliche tageszeitliche Schwankungen. Um zu einer möglichst vergleichbaren Datenstruktur zu gelangen, wurden deshalb in die Auswertung dieser Untersuchung nur sogenannte Aktivepochen (AE) einbezogen. Dabei handelte es sich um Beobachtungsintervalle (á 5 Minuten), in denen mindestens ein vokales Ereignis registriert wurde, unabhängig davon, ob dieses vom FT oder einem anderen Mitglied der jeweiligen Beobachtungsgruppe stammte. Die Summenwerte aller AE der jeweiligen Altersklasse wurden auf 10 Stunden normiert. Beobachtungsintervalle in denen kein Laut geäußert wurde (Null-Epochen) wurden registriert, blieben jedoch bei der folgenden Analyse unberücksichtigt.

Wegen der prospektiven Ungenauigkeit bei der auralen Diskriminierung der unterschiedlichen Vokalereignisse wurden Laute mit

ähnlichen phonetischen Eigenschaften (z.B. contact whoo, isolation whoo, long distance whoo) zu Lautkategorien zusammengefaßt und als solche registriert. Nichtidentifizierte Laute wurden entsprechend kodiert und ebenfalls erfaßt.

Wegen der beträchtlichen Variation der im Erfassungszeitraum der einzelnen AGK registrierten Alarmsituationen (Begegnungen mit potentiellen Beutegreifern) wurden bei allen vier Arten die Alarmlaute von der weiteren Analyse ausgeschlossen. Unberücksichtigt blieben weiterhin das Zähneknirschen der Männchen von MS, PJ und PE sowie das Zähneschnattern der Weibchen von PE.

Ergebnisse:

3.3.1 *Macaca silenus* und *M. radiata*:

Für MS betrug die Gesamtdauer der Fokustierbeobachtungen 165 Stunden (1983 Epochen). Davon konnten 130 Stunden (1564 Aktivepochen) in die Auswertung einbezogen werden. Summation aller registrierter FT-Vokalisationen und Zeitnormierung ergaben eine Gesamtvokalisationsrate von 3432.74 Lauten/ 10 h. Der Anteil nichtidentifizierter Lautäußerungen betrug 7.4%.

Ohne Berücksichtigung der relativen Häufigkeiten mit der die verschiedenen Laute geäußert wurden, zeigen die in Abb.9 dargestellten Werte bereits deutliche Unterschiede bezüglich der Lautaktivität der verschiedenen AGK. Auffällig war vor allem die altersunabhängige Dominanz der Vokalaktivität der weiblichen Tiere dieser Art. Die höchste Vokalisationsrate wurde für die adulten Weibchen registriert, bei den juvenilen Männchen lag die

Rate am niedrigsten. Während die Gesamtvokalisationsrate der Männchen verschiedener AK nur geringfügig variierte, lag der entsprechende Wert adulter Weibchen doppelt so hoch wie bei subadulten oder juvenilen Weibchen.

Wie aus Tab.9 ersichtlich, herrschte auch bezüglich der Häufigkeit, mit der die verschiedenen Laute bzw. phonetischen Kategorien auftraten, eine auffällige Disproportionalität: Mehr als 80% aller registrierten Lautereignisse gehörten zur Gruppe der tonalen Kontaktlaute (contact whoo, isolation whoo, long distance whoo). Ohne Ausnahme lagen die Werte dieser Laute bei Weibchen jeweils höher als bei männlichen Tieren der gleichen Klasse, wobei die Vokalisationsraten positiv mit dem Alter des Senders korrelierten. Umgekehrt war das Verhältnis bei der Gruppe der geräuschhaften Drohlaute (threat rattle, growl).

Erläuterungen zu den Tabellen 9 bis 12: Diese Tabellen enthalten die im Verlauf der Fokustierbeobachtungen ermittelten Daten zur Vokalaktivität der verschiedenen Alters- und Geschlechtsklassen (AGK). Die Vertikal-Kolumnen beziehen sich auf die einzelnen AGK, die Horizontal-Kolumnen auf die unterschiedlichen Laute bzw. Lautgruppen. Für jeden Laut (jede Lautgruppe) sind drei Zahlenwerte angegeben: Der obere Wert stellt den auf 10 h normierten Realwert dar mit dem dieser Laut von der jeweiligen AGK geäußert wurde. Darunter (fettgedruckt) ist der Prozentwert dargestellt, den die jeweiligen Laute an der Gesamtvokalisationsrate (100% in der Vertikal-Kolumne) der einzelnen AGK ausmachten. Der dritte Wert beziffert den prozentualen Anteil mit dem die einzelnen AGK an der für den jeweiligen Laut registrierten Gesamtrate (100% in der Horizontal-Kolumne) beteiligt waren.

Tab. 9: *Macaca silenus*: Demographische Unterschiede im vokalen Verhalten.

AGK	A♂ (250)	A♀ (568)	S♂ (106)	S♀ (161)	J♂ (100)	J♀ (146)	I♂♀ (278)	Σ AGK
Anzahl AE								
1 whoo call	101.8 57.275 3.607	783.8 96.396 27.770	189.1 93.296 6.699	401.7 97.453 14.232	106.8 77.899 3.784	286.0 77.297 10.133	953.4 72.574 33.777	2822.6 82.375 100
2 threat rattle + growl	69.6 39.027 58.640	11.8 1.446 9.941	6.8 3.355 5.753	5.2 1.278 4.380	2.4 1.961 2.022	19.7 5.448 16.596	3.2 0.239 2.696	118.7 3.463 100
3 nontonal scream	- - -	0.6 0.074 0.564	- - -	2.5 0.607 2.352	13.2 9.628 12.418	45.2 12.216 42.521	44.8 3.410 42.145	106.3 3.102 100
4 greeting	- - -	7.1 0.873 24.068	6.8 3.355 23.051	2.0 0.485 6.780	1.5 1.094 5.085	6.6 1.784 22.373	5.5 0.419 18.644	29.5 0.861 100
5 twit	- - -	- - -	- - -	- - -	0.5 0.365 13.158	1.6 0.432 42.105	1.7 0.129 44.737	3.8 0.111 100
6 shriek + squeal	- - -	0.2 0.025 0.069	- - -	- - -	11.8 8.607 4.058	9.2 2.486 3.164	269.6 20.522 92.710	290.8 8.487 100
7 yap	- - -	0.4 0.049 2.614	- - -	0.2 0.049 1.307	0.9 0.656 5.882	1.7 0.459 11.111	12.1 0.921 79.085	15.3 0.447 100
8 female copulation call	- - -	7.3 0.898 100	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	7.3 0.213 100
9 male copulation call	0.5 0.303 100	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	0.5 0.016 100
10 bark	- - -	1.9 0.234 76.000	- - -	0.6 0.146 24.000	- - -	- - -	- - -	2.5 0.073 100
11 sneeze	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	23.4 1.781 100	23.4 0.683 100
12 loud call	5.8 3.263 100	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	5.8 0.169 100
Σ ₁₋₁₂	177.7 100 5.187	813.1 100 23.729	202.7 100 5.916	412.2 100 12.030	137.1 100 4.001	370.0 100 10.798	1313.4 100 38.339	3426.5 100 100

Während die Raten dieser drei Kategorien bei den erwachsenen Tieren mehr als 95% der Gesamtvokalisation ausmachten, entfiel bei Kindern und Jugendlichen zusätzlich ein größerer Anteil (ca 25%) auf tonale und geräuschhafte Schreilaute (shriek, scream). Die restlichen 8 Laute trugen jeweils weniger als 1 Prozent zur Gesamtvokalisationsrate bei. Konsistente Geschlechtsunterschiede zeigten die Werte Adulter und, in etwas schwächerer Form, juveniler Tiere, bei denen die Vokalisationsraten der Weibchen mit einer Ausnahme (squeal) immer deutlich über denen männlicher Altersgenossen lagen.

Bei *Macaca radiata* umfaßten die FT-Beobachtungen einen Zeitraum von 112 h (1349 Epochen, 958 AE). Summation aller FT-Vokalisationen ergab eine Gesamtvokalisationsrate von 2455.72 Lauten/ 10 h. Der Anteil nicht identifizierter Lautäußerungen lag hier mit 12.8% deutlich höher als bei der anderen Art.

Wie aus Abb.8 ersichtlich zeigten sich auch in der Vokalaktivität von MR alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede. Diese waren jedoch im Vergleich zu MS marginal. Während die Vokalisationsraten der meisten AGK annähernd übereinstimmten, lagen die entsprechenden Werte der adulten Weibchen geringfügig, die subadulter Männchen deutlich unterhalb des Gruppenniveaus.

Tab. 10: *Macaca radiata*: Demographische Unterschiede im vokalen Verhalten.

AGK	A ♂	A ♀	S ♂	S ♀	J ♂	J ♀	I ♂♀	Σ AGK
Anzahl AE	(130)	(142)	(142)	(124)	(159)	(119)	(264)	
1 whoo call	0.9 0.306 0.160	22.8 10.200 4.061	4.2 2.824 0.748	2.9 0.957 0.517	81.5 23.272 14.517	74.3 19.866 13.235	374.8 50.876 66.762	561.4 23.100 100
2 threat rattle + growl	264.7 89.911 29.913	111.5 49.883 12.600	80.8 54.338 9.131	197.6 65.240 22.330	92.1 26.299 10.408	99.4 26.578 11.233	38.8 5.267 4.385	884.9 36.410 100
3 nontonal scream	2.8 0.951 0.900	61.7 27.604 19.826	18.6 12.508 5.977	53.2 17.563 17.095	67.2 19.189 21.594	23.4 6.257 7.519	84.3 11.443 27.089	311.2 12.804 100
4 greeting	- - -	4.2 1.880 31.111	3.4 2.286 25.185	1.0 0.330 7.407	0.8 0.228 5.926	2.0 0.535 14.814	2.1 0.285 15.600	13.5 0.600 100
5 twit	- - -	- - -	1.7 1.143 4.067	7.7 2.542 18.421	13.6 3.883 32.536	5.3 1.417 12.679	13.5 1.832 32.297	41.8 1.720 100
6 shriek + squeal	- - -	- - -	- - -	1.0 0.330 1.845	4.5 1.285 8.303	3.2 0.856 5.904	45.5 6.176 83.948	54.2 2.230 100
7 yap	- - -	2.5 1.118 19.531	- - -	- - -	0.8 0.228 6.250	- - -	9.5 1.290 74.219	12.8 0.530 100
8 female copulation call	- - -	0.5 0.233 100	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	0.5 0.021 100
9 male copulation call	7.4 2.513 100	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	7.4 0.305 100
10 bark	0.9 0.306 100	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	0.9 0.037 100
11 sneeze	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	60.7 8.239 100	60.7 2.500 100
12 contact rattle	17.7 6.012 5.089	20.3 9.082 5.837	40.0 26.900 11.501	39.5 13.011 11.357	73.9 21.102 21.248	73.7 19.706 21.190	82.7 11.226 23.778	347.8 14.310 100
13 whistle	- - -	- - -	- - -	- - -	15.8 4.512 11.853	92.7 24.786 69.542	24.8 3.366 18.604	133.3 5.485 100
Σ 1-13	294.4 100 12.113	223.5 100 9.197	148.7 100 6.120	302.9 100 12.463	350.2 100 14.410	374.0 100 15.390	736.7 100 30.312	2430.4 100 100

Die sich aus den FT-Beobachtungen dieser Art ergebenden Häufigkeitsverteilungen der unterschiedlichen Lautkategorien sind in Tab.10 dargestellt. Häufigste Lautäußerung waren die geräuschhaften Drohlauten (threat rattle, growl; 36%), sowie die tonalen Kontaktlaute (contact-, isolation- und long distance whoo; insgesamt 23%). Die geräuschhaften Kontaktlaute (contact rattle) lagen mit 14.1% an dritter Stelle, ca 20% entfielen auf tonale und geräuschhafte Schreilaute. Nur bei fünf Lautkategorien betrugen die Anteile an der Gesamtrate weniger als 1%.

Trotz beträchtlicher Inter-Klassen-Unterschiede entfielen mit Ausnahme der Infantes in allen AK die höchsten Anteile auf die geräuschhaften Drohlauten, wobei hier die Rufrate positiv mit dem Alter des Senders korreliert war. Uneinheitlich waren die Verhältnisse hingegen bei den tonalen Kontaktlauten (who) und den Schreilaute. Konsistente altersabhängige Unterschiede fanden sich bei den 'contact rattles' die bei Männchen und Weibchen innerhalb der gleichen AK mit nahezu identischer Häufigkeit auftraten, deren Rate jedoch zwischen den verschiedenen AK um etwa 100% differierte und negativ mit dem Alter des Senders korrelierte. Die markantesten geschlechtsspezifischen Unterschiede zeigten sich (trotz sehr ähnlicher Gesamtvokalisationsrate) bei den adulten Tieren.

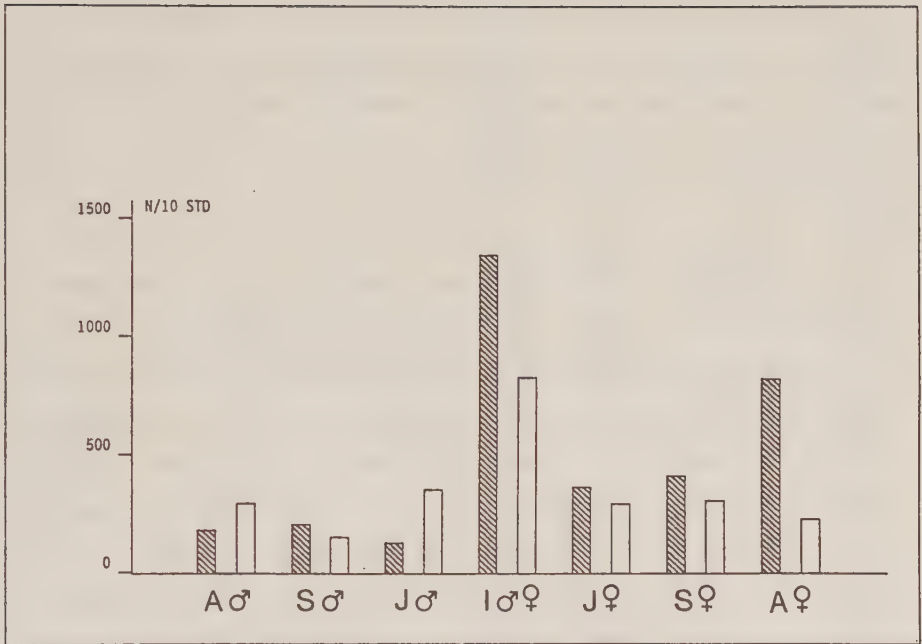


Abb. 8: Gesamtvokalisationsrate der verschiedenen Alters- und Geschlechtsklassen. Schraffierte Säulen: *Macaca silenus* (n= 3427.8 Laute/ 10 h); weiße Säulen: *M. radiata* (n= 2430.4 Laute/ 10 h).

3.3.2 *Presbytis johnii* und *P. entellus*:

142 Stunden FT-Beobachtungen (1703 Epochen) der Art PJ ergaben lediglich 966 Aktivepochen. Die Gesamtvokalisationsrate (normiert auf 10 h) lag bei 1980.2 Lauten, der Anteil nicht identifizierter Lautäußerungen bei 3.7%.

Wie aus Abb.9 (Seite 88) ersichtlich wurden mehr als 50% aller FT-Vokalisationen von männlichen und weiblichen Infantes geäußert. Ebenfalls hohe Vokalisationsraten fanden sich bei den juvenilen (14%) und den adulten Männchen (13%) während subadulte Männchen mit weniger als 3% am Lautgeschehen beteiligt waren.

Bei allen Weibchen war das Aktivitätsniveau generell sehr niedrig, wobei die Vokalisationsrate negativ mit dem Alter der Tiere korrelierte.

In Tab.11 sind die für die jeweiligen Lautgruppen ermittelten Häufigkeitsverteilungen dargestellt. Bei den 'hiccups' zeigte sich eine altersunabhängige Dominanz weiblicher Tiere gegenüber männlichen Altersgenossen sowie ein mit dem Alter des Senders positiv korrelierender Trend. Bei 'coughs' sowie den tonalen, frequenzmodulierten Lauten (warble, whistle) wiesen die Verteilungen ebenfalls altersabhängige Unterschiede auf. Alle im Beobachtungszeitraum registrierten 'contact tremolos' stammten von jugendlichen oder erwachsenen Weibchen, alle 'cough barks' und 'loud calls' ausschließlich von männlichen Tieren. Die Rufraten der restlichen Laute waren sehr heterogen und bezüglich der alters- und geschlechtsabhängigen Häufigkeitsverteilung inkohärent.

Tab. 11: *Presbytis johnii*: Demographische Unterschiede im vokalen Verhalten.

AGK	A♂	A♀	S♂	S♀	J♂	J♀	I♂♀	Σ AGK
Anzahl AE	(162)	(175)	(74)	(131)	(135)	(114)	(250)	
1 hiccup	14.1 5.242 15.932	19.9 28.147 22.486	3.2 5.818 3.616	25.6 25.447 28.927	8.9 3.168 10.056	11.6 6.717 13.107	5.2 0.504 5.876	88.5 4.469 100
2 cough		37.0 52.334 27.086	35.7 64.909 26.135	36.6 36.382 26.794	8.0 2.848 5.857	6.3 3.648 4.612	13.0 1.261 9.517	136.6 6.898 100
3 warble + whistle	- - -	2.1 2.970 0.160	8.1 14.727 0.619	18.3 18.191 1.398	211.6 75.329 16.169	142.1 82.281 10.858	926.5 89.838 70.795	1308.7 66.089 100
4 contact tremolo	- - -	6.2 8.769 33.696	- - -	10.1 10.040 54.891	- - -	2.1 1.216 11.413	- - -	18.4 0.929 100
5 shriek	- - -	- - -	- - -	0.9 0.895 0.779	44.4 15.806 38.408	2.1 1.216 1.817	68.2 6.613 58.997	115.6 5.838 100
6 squeal	- - -	3.4 4.809 9.942	- - -	1.8 1.789 5.263	5.3 1.887 15.497	5.3 3.069 15.497	18.4 1.784 53.801	34.2 1.727 100
7 grunt	34.8 12.937 86.352	1.4 1.980 3.474	3.2 5.818 7.940	- - -	0.9 0.320 2.233	- - -	- - -	40.3 2.035 100
8 loud call	8.9 3.309 84.762	- - -	1.6 2.909 15.238	- - -	- - -	- - -	- - -	10.5 0.529 100
9 cough bark	203.0 75.464 98.020	- - -	3.2 5.818 1.560	- - -	0.9 0.320 0.435	- - -	- - -	207.1 10.459 100
10 ho-ho call	8.2 3.048 40.394	0.7 0.990 3.448	- - -	7.3 7.256 35.961	0.9 0.320 4.433	3.2 1.853 15.764	- - -	20.3 1.024 100
Σ 1-10	269.0 100 13.584	70.7 100 3.570	55.0 100 2.777	100.6 100 5.080	280.9 100 14.185	172.7 100 8.721	1031.3 100 52.081	1980.2 100 100

Bei PE betrug die Dauer der FT-Beobachtung 99.5 h (1194 Epochen), der Anzahl der Aktivepochen 1091. Ausgehend von 1091 Aktivepochen wurden im Normzeitbereich 6448.13 Lautäußerungen registriert. Der Anteil nicht identifizierbarer Laute betrug 0.5%.

Wie Abb.9 (Seite 88) zeigt, entfielen bei dieser Art mehr als 70% der Gesamtvokalisationsrate auf männliche und weibliche Infantes. Die Raten der weiblichen Tiere wiesen eine mit dem Alter des Senders negativ korrelierende Tendenz auf. Wie bei PJ entfiel die niedrigste Rate auf die subadulten Männchen (weniger als 2%).

Die in Tab.12 dargestellten Verteilungen der verschiedenen Laute lassen bei den adulten und subadulten Tieren markante geschlechtspezifische Unterschiede erkennen, wobei Subadulte durchgängig die niedrigsten Werte aufweisen. Bei den juvenilen Tieren dominierten mit einer Ausnahme (cough) die Weibchen. Eine konstante altersabhängige Tendenz fand sich nur bei den tonalen Modulationslauten (warble und whistle), bei denen die Rate mit zunehmendem Alter drastisch abnahm. Ähnliche Trends deuteten sich auch bei anderen Lauten an, waren jedoch wegen der starken Abweichungen subadulter Tiere weniger konsistent. Ein bemerkenswertes Häufigkeitsgefälle fand sich bei den subadulten Männchen: Während diese bei Lauten die auch zum Repertoire adulter Weibchen und jüngerer Tiere gehörten stets Minimalwerte aufwiesen stieg die Rate bei den oo-spezifischen Lauten deutlich an.

Tab. 12: Presbytis entellus: Demographische Unterschiede im Vokalverhalten.

AGK	A♂	A♀	S♂	S♀	J♂	J♀	I♂♀	Σ AGK
Anzahl AE	(132)	(247)	(121)	(124)	(122)	(137)	(269)	
1 hiccup	6.4 1.419 16.842	9.2 7.221 24.211	- - -	5.8 3.864 15.263	7.9 2.340 20.789	6.1 1.046 16.053	2.6 0.056 6.842	38.0 0.591 100
2 cough	2.7 0.599 7.418	17.0 13.344 46.701	1.0 0.917 2.747	1.0 0.666 2.747	13.8 4.088 37.912	0.9 0.154 2.473	- - -	36.4 0.566 100
warble	-	14.1	3.0	72.6	85.6	103.4	591.8	870.5
3 +	-	11.068	2.750	48.368	25.355	17.724	12.660	13.532
whistle	-	1.620	0.345	8.340	9.833	11.878	67.984	100
4 contact	-	46.7	11.9	24.2	44.3	54.3	12.4	193.8
tremolo	-	36.656	10.907	16.123	13.122	9.308	0.265	3.013
	-	24.097	6.140	12.000	22.859	28.019	6.398	100
5 shriek	-	24.8	1.0	45.5	184.0	418.7	4058.8	4732.8
	-	19.466	0.917	30.313	54.502	71.769	86.830	73.572
	-	0.524	0.021	0.961	3.888	8.847	85.759	100
6 squeal	-	0.5	-	-	-	-	8.8	9.3
	-	0.392	-	-	-	-	0.188	0.145
	-	5.376	-	-	-	-	94.624	100
7 grunt	260.9 57.862 91.224	10.2 8.006 3.566	12.9 11.824 4.510	- - -	2.0 0.592 0.699	- - -	- - -	286.0 4.446 100
8 loud call	4.5 0.998 36.290	- - -	7.9 7.241 63.710	- - -	- - -	- - -	- - -	12.4 0.193 100
9 grunt bark	170.9 37.902 100	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	170.9 2.657 100
10 rumble	5.5 1.220 6.643	4.9 3.846 5.918	71.4 65.445 86.232	1.0 0.666 1.208	- - -	- - -	- - -	82.8 1.287 100
Σ 1-10	450.9 100 7.009	127.4 100 1.980	109.1 100 1.696	150.1 100 2.333	337.6 100 5.248	583.4 100 9.069	4674.4 100 72.664	6432.9 100 100

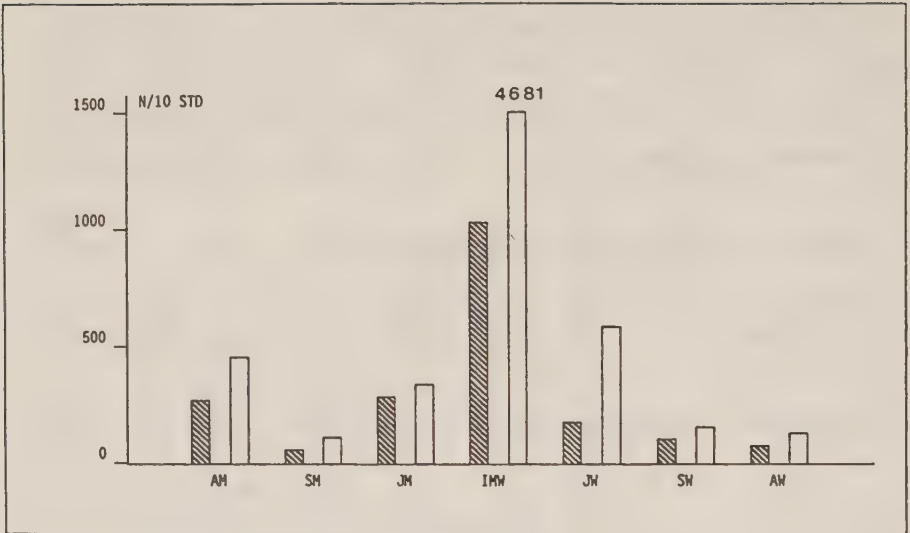


Abb. 9: Gesamtvokalisationsrate der verschiedenen Alters- und Geschlechtsklassen. Schraffierte Säulen: Presbytis johnii (n = 1980.2 Laute/ 10 h); weiße Säulen: P. entellus (n = 6401.2 Laute/ 10 h).

3.3.3 Diversitätsberechnung:

Die in Kapitel 3.3.1 bzw. 3.3.2 dargestellten Ergebnisse lassen eine hohe Variabilität hinsichtlich der Lautaktivität der verschiedenen Alters- und Geschlechtsklassen (AGK) erkennen, sind jedoch wegen der Fülle der Daten für einen Artvergleich nur wenig geeignet. Bei dem folgenden Arbeitsschritt ging es deshalb darum, eine kohärente Datenstruktur zu schaffen, die einen direkten Vergleich hinsichtlich (1) der Anteile, mit der die verschiedenen AGK an der registrierten Gesamtrate der einzelnen

Lauttypen beteiligt waren, sowie (2) der Häufigkeiten, mit der die verschiedenen Lauttypen an der Gesamtvokalisationsrate der einzelnen AGK beteiligt waren, erlaubte. Eine Möglichkeit, diese Merkmale des Lautverhaltens zu quantifizieren und numerisch darzustellen, bietet die Berechnung des Diversitätsindex DI (SHANNON & WEAVER, 1949) nach der Formel

$$DI = \frac{H_1}{H_{1max}}$$

Der Koeffizient H_1 ist ein hypothetischer Wert, der sich ergibt, würde ein bestimmter Lauttyp von allen AGK der jeweiligen Art mit gleicher Häufigkeit geäußert. Der Wert H_1 entspricht der tatsächlich registrierten Rate, mit der dieser Laut von den verschiedenen AGK geäußert wurde. Die Formeln für die Ermittlung der beiden Koeffizienten H_1 und H_{1max} lauten

$$H(i) = - \sum_{i=1}^n P(i) \log_2 (P(i))$$

$$H_{1max} = \log_2 a$$

wobei die Variable a der Anzahl der verschiedenen AGK und P der für einen bestimmten Laut ermittelten Häufigkeit entspricht. Je höher die Proportionalität, mit der ein bestimmter Laut von den verschiedenen AGK geäußert wird, umso geringer ist die Differenz zwischen den Koeffizienten H_1 und H_{1max} und umso größer der Index DI (Maximum= 1).

Auf gleichem Wege läßt sich das Verhältnis bestimmen, mit dem die verschiedenen Lauttypen an der registrierten Gesamtvokalisationsrate der jeweiligen AGK beteiligt waren, wobei die Variable a jetzt der Anzahl der verschiedenen Lauttypen entspricht. Dabei ist zu beachten, daß in diesem Fall der Wert von H_1 sowohl von der Anzahl der verschiedenen Lauttypen als auch der Rate, mit der diese am Lautgeschehen der jeweiligen AGK beteiligt waren, abhängt.

Die in Tab.13 enthaltenen H_1 -Werte geben Auskunft über das Verhältnis der Häufigkeiten, mit der die einzelnen Laute von den verschiedenen AGK geäußert wurden. Wie daraus ersichtlich, wurden bei der Art MS nur zwei Laute (whoo und greeting) zu annähernd gleichen Teilen von Männchen und Weibchen der verschiedenen AK geäußert. Bei drei weiteren Lauten war der errechnete Index noch etwa halb so groß wie der kalkulierte Maximalwert, während die niedrigen Indizes der restlichen 8 Laute auf eine große Disproportionalität im Vokalverhalten der verschiedenen AGK hindeuten.

Bei MR fand sich dagegen ein deutlich ausgeglicheneres Verhältnis: Fünf Laute wurden von den verschiedenen AGK mit ähnlicher Häufigkeit geäußert ($DI \geq 0.5$), bei zwei weiteren betrug der Index noch etwa 50% des kalkulierten Maximalwertes. Betrachtet man die Werte der äquivalenten Lautmuster beider Makakenarten und vernachlässigt einmal alters- und geschlechtsspezifische Laute, so zeigt sich, daß nur zwei Lauttypen (yap, greeting) Indizes vergleichbarer Größenordnung haben, während die der anderen Laute mehr oder weniger markante Abweichungen aufweisen.

Tab. 13: Diversittindizes der verschiedenen Laute von Macaca und Presbytis (bei allen vier Arten wurden 7 Altersklassen unterschieden, der $H_{i,max}$ ist also konstant):

$H_{i,max} = 2.81$	M.silenus	M.radiata
	H_i	H_i
whoo*	2.39	1.47
threat rattle/growl	1.90	2.59
nontonal scream	1.59	2.47
greeting	2.40	2.37
twit/ tonal scream	1.43	2.07
squeal	0.45	0.86
yap	1.08	1.01
♀-Kopulation call	0.00	0.00
♂-Kopulation call	0.00	0.00
bark	0.80	0.00
sneeze	0.00	0.00
contact rattle	-	2.62
whistle	-	1.18
loud call	0.00	-
babble	0.00	-
$H_{i,max} = 2.81$	P.johnii	P.entellus
	H_i	H_i
hiccup	2.55	2.50
cough	2.29	1.74
warble/whistle	1.27	1.50
contact tremolo	1.36	2.37
shriek	1.14	0.79
squeal	1.87	0.30
bark	0.76	0.54
loud call	0.62	0.95
grunt bark/ cough bark	0.16	0.00
ho-ho call	1.85	-
rumble	-	0.76

*= Summe aller tonalen Kontaktlaute.

Bei den beiden Langurenarten (siehe Tab.13) fanden sich jeweils zwei Laute (hiccup und cough bei PJ; hiccup und contact tremolo bei PE), deren Indizes annähernd dem kalkulierten Maximum entsprachen, d.h. von den verschiedenen AGK mit etwa gleicher Häufigkeit geäußert wurden. Während bei PJ die H_1 -Werte von fünf weiteren Lauten immerhin noch etwa die Hälfte des kalkulierten Maximums betrugten, lagen die Vergleichswerte von PE deutlich niedriger und wiesen damit auf eine vergleichsweise hohe Disproportionalität hinsichtlich des Lautverhaltens der einzelnen AGK bei letzterer Art hin. Wie aus Tab.13 ersichtlich, stimmten die H_1 -Werte von vier der äquivalenten Laute dieser Arten annähernd überein.

Die in Tab.14 enthaltenen Werte geben Auskunft über das Verhältnis, mit dem die verschiedenen Lauttypen an der Gesamtvokalisationsrate der einzelnen AGK beteiligt waren. Ein Vergleich der H_1 -Werte beider Makakenarten läßt dramatische artspezifische Unterschiede erkennen: Mit Ausnahme der adulten Männchen war in sämtlichen AGK von MS die Diversität geringer als in den entsprechenden Gruppen von MR. Trotz dieser auffälligen Differenz ließen die Ergebnisse dieses Untersuchungsabschnitts einen konvergenten Trend beider Makakenarten erkennen: Die H_1 -Werte der Infantes und Juvenilen kamen bei beiden Arten dem kalkulierten Maximum am nächsten, wiesen also auf eine proportionale Häufigkeitsverteilung der von Tieren dieser Altersgruppen geäußerten Laute hin.

Tab. 14: Diversitätsindizes der verschiedenen Alters- und Geschlechtsgruppen (H_1 max ergibt sich hier aus der Häufigkeit der in Tab.13 aufgeführten Lautgruppen):

	M.silenus	M.radiata	P.johnii	P.entellus
H_1 max:	3.59	3.70	3.32	3.32
Altersklasse	Hi	Hi	Hi	Hi
♂ Adult	1.18	0.63	1.32	1.26
♀ Adult	0.30	1.86	1.85	2.51
♂ Subadult	0.42	1.71	1.68	1.65
♀ Subadult	0.22	1.48	2.25	1.73
♂ Juvenil	1.16	2.43	1.22	1.72
♀ Juvenil	1.19	2.37	1.08	1.19
♂ + ♀ Infantes	1.20	2.20	0.62	0.60

In auffälligem Kontrast dazu standen die niedrigen Werte der subadulten Tiere. Während bei beiden Arten die H_1 -Werte Subadulter und adulter Weibchen annähernd übereinstimmten, ließen die der adulten Männchen bei MS einen deutlichen Anstieg, bei MR hingegen einen deutlichen Verlust der Diversität erkennen.

Ein Blick auf Tab.14 zeigt, daß auch bei beiden Langurenarten die alters- und geschlechtsspezifischen Merkmale konvergente Tendenz aufwiesen. Im Gegensatz zu den beiden Makakenarten stieg im Falle der Languren die Diversität im Lautverhalten mit zunehmendem Alter kontinuierlich an und erreichte bei den subadulten (PJ) bzw adulten (PE) Weibchen ihr Maximum. So gesehen zeigten die hier untersuchten altersabhängigen Merkmale des Vokalverhaltens beider Artengruppen gegenläufige Tendenz.

Anders als bei *Macaca* fanden sich bei beiden Langurenarten innerhalb der einzelnen AK prominente geschlechtsspezifische Unterschiede, wobei bei den Juvenilen die H_1 -Werte der Männchen, bei Subadulten und Adulten die der weiblichen Tiere höher lagen.

Eine graphische Darstellung der Ergebnisse dieses Untersuchungsabschnitts findet sich in Abb.10 und 11. Aus Gründen der Anschaulichkeit wurden dabei, mit Ausnahme der adulten Tiere, die Geschlechtsunterschiede innerhalb der einzelnen AK vernachlässigt. Die in den Diagrammen aufgetragenen Profile lassen eine hochgradige Übereinstimmung der altersspezifischen Merkmale im Lautverhalten innerhalb der jeweiligen Artengruppe (*Macaca*, *Presbytis*) erkennen.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei *Macaca* (Abb.10) trotz gravierender Unterschiede im Gesamtdiversitätsniveau die altersabhängigen Differenzen (Niveau-Unterschiede) zwischen den einzelnen Altersklassen eine außerordentlich hohe Symmetrie aufweisen.

Generell kann festgestellt werden, daß bei beiden Makakenarten die Diversität im Lautverhalten, unabhängig vom Geschlecht des Senders, mit zunehmendem Alter abnahm, wobei die entscheidende Änderung dieser Entwicklung beim Übergang vom juvenilen zum subadulten Altersstadium stattfindet.

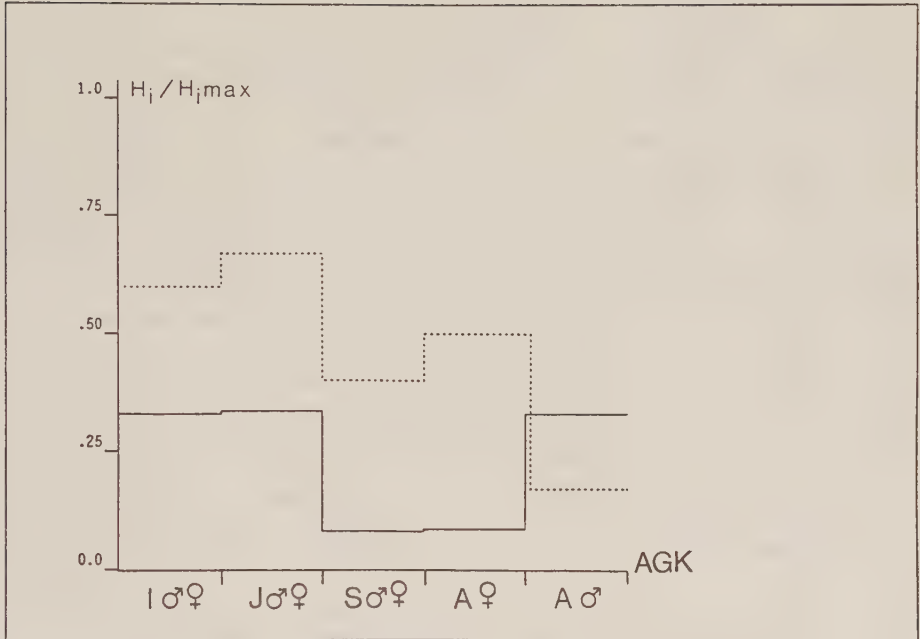


Abb.10: Demographische Unterschiede (Diversität) im vokalen Verhalten von *Macaca silenus* (durchgezogene Linie) und *M. radiata* (Strichlinie): Die Ordinatenwerte beziehen sich auf den für die jeweilige Alters bzw. Geschlechtsklasse (AGK) ermittelten Diversitätsindex (DI). DI wäre 1 wenn alle Laute von der jeweiligen AGK mit gleicher Häufigkeit geäußert würden. Die korrespondierenden Zahlenwerte für H_i und $H_{i\max}$ sind in Tabelle 14 enthalten. (Abszisse: I= Infantes, J= Juvenil, S= Subadult, A= Adult).

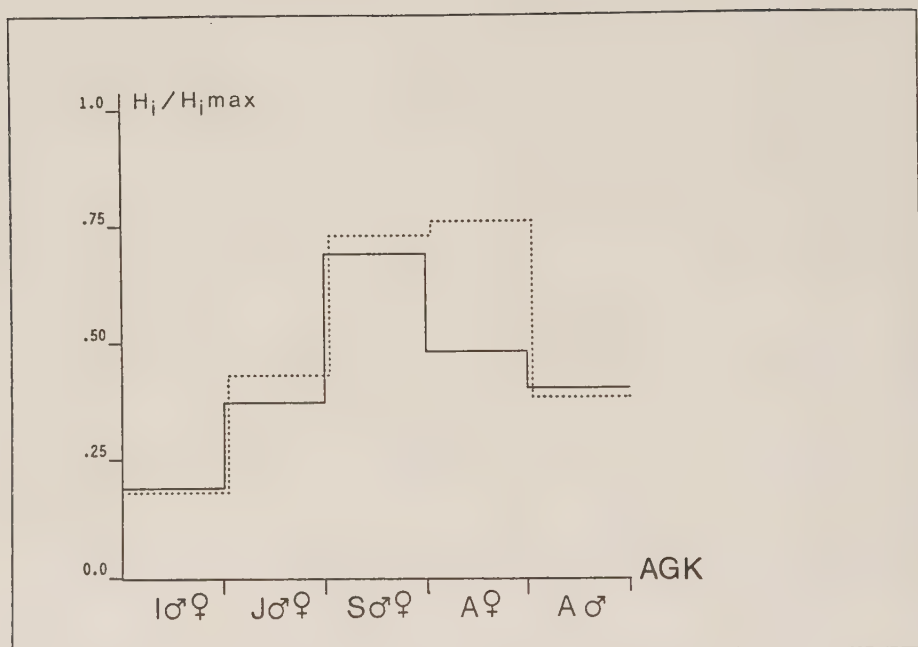


Abb.11: Demographische Unterschiede (Diversität) im vokalen Verhalten von *Presbytis johnii* (durchgezogene Linie) und *P. entellus* (Strichlinie): Die Ordinatenwerte beziehen sich auf den für die jeweilige Alters- bzw. Geschlechtsklasse (AGK) ermittelten Diversitätsindex (DI). Die korrespondierenden Zahlenwerte für H_i und $H_{i \max}$ sind in Tab.14 enthalten. (Abszisse: I= Infantes, J= Juvenil, S= Subadult, A= Adult).

Bei *Presbytis* (Abb.11) zeigte sich eine gegenläufige Tendenz, d.h. mit zunehmendem Alter weitete sich das Spektrum akustischer Signale aus, und die anfänglich hohe Disproportionalität hinsichtlich der Häufigkeit, mit der die verschiedenen Laute geäußert wurden, nahm ab. Diese Tendenz war bei weiblichen Tieren etwas stärker ausgeprägt als bei Männchen. Anders als bei *Macaca*, wo sich die markanten Veränderungen im vokalen Verhalten auf eine spezifischen Altersgruppe (Juvenil/ Subadult) konzentrierten, zeigte sich zwischen den verschiedenen Altersklassen beider *Languren*arten Differenzen vergleichbaren Ausmaßes.

Bei beiden *Makaken*arten sowie bei PE wiesen die adulten Tiere auffällige geschlechtsspezifische Differenzen hinsichtlich der Bandbreite des Vokalisationsspektrums (Anzahl der verschiedenen Lauttypen) sowie der Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Lauttypen auf: Sank bei den Männchen von MR und PE das Diversitätsniveau im Vergleich zu dem der Weibchen dieser Klasse ab, zeigte sich bei den erwachsenen Tieren der Art MS ein reziprokes Verhältnis.

4.0 Zusammenfassende Ergebnisdarstellung:

4.1 *Macaca silenus*:

Strukturanalysen der Laute freilebender Bartaaffen bestätigten im wesentlichen die an Gefangenschaftsgruppen gewonnenen Ergebnisse einer früheren Untersuchung (HOHMANN & HERZOG, 1985), wonach das Repertoire dieser Art aus mindestens 17 unterschiedlich strukturierten Lauttypen besteht. Die Existenz eines Lautes (play peep) konnte nicht bestätigt werden, zwei Laute (babble, long distance whoo), die in der früheren Arbeit nicht beschrieben wurden, kamen neu hinzu.

Drei Laute wurden ausschließlich von erwachsenen Männchen, ein Laut nur von subadulten und adulten Weibchen geäußert. Drei Lautäußerungen der Infantes tauchten im Repertoire älterer Artgenossen nicht mehr auf. Ob es sich dabei um strikt altersspezifische Signale oder Vorstufen anderer Lauttypen handelt, muß weiter untersucht werden.

Aus dem Gesagten wird deutlich, daß alters- und geschlechtsspezifische Merkmale im Lautrepertoire dieser Art zu etwa gleichen Teilen vertreten waren, insgesamt jedoch nur einen geringen Anteil des Gesamtrepertoires ausmachten.

Die Auswertung der bei Gruppenbeobachtungen aufgezeichneten Tonaufnahmen ergab eine Gesamtvokalisationsrate von ca 700 Lauten/ h; bei den Fokustieren betrug die Rate je nach Alter und Geschlecht zwischen 13 und 80 Lauten pro Stunde.

Die Ermittlungen zur Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Laute ergaben eine bemerkenswert hohe Disproportionalität, wobei nahezu 70% aller registrierten Lautäußerungen auf ein einziges

Lautmuster (contact whoo) entfielen. Dieser Trend zur Inkohärenz bestätigte sich bei den demographischen Untersuchungen zur Vokalaktivität. Hierbei zeigte sich, daß die Gesamtvokalisationsrate weiblicher Tiere stets über der männlicher Altersgenossen lag, wobei Vokalisationsrate und Alter des Senders mit Ausnahme der Infantes positiv korrelierten. Bei den Männchen der verschiedenen Altersklassen waren nur geringfügige Unterschiede festzustellen, die auf einen leichten Anstieg der Lautaktivität älterer Tiere hindeuteten.

Bezüglich der Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Lauttypen zeigten sich bei den verschiedenen Alters- und Geschlechtsgruppen keine konsistenten Tendenzen.

Während bei Jugendlichen und Infantes die Häufigkeit, mit der die verschiedenen Laute geäußert wurden, eine vergleichsweise hohe Proportionalität aufwiesen, war bei den Subadulten bei gleichzeitiger Verringerung der Gesamtvokalisationsrate eine deutliche Steigerung der Kontaktlautvokalisation zu registrieren, was zu einer drastischen Verschiebung auf der Diversitätskala führte. Die höchste Gesamtvokalisationsrate und maximale Diversität (hoher DI) fand sich bei den Infantes.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß bei *Macaca silenus* das Vokalverhalten durch markante alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede bezüglich der Häufigkeit, mit der die verschiedenen Laute geäußert werden, gekennzeichnet ist. Die Dominanz weniger Lauttypen an der Vokalisationsrate führt vor allem bei adulten Weibchen und Subadulten zu einer sehr inkohärenten Vokalaktivität. Unabhängig vom Geschlecht des Senders zeigt die Diversität des Lautgeschehens (Anzahl der verschiedenen Laute) mit zunehmendem Alter sinkende Tendenz.

4.2 *Macaca radiata*:

Nach spektrographischen Analysen der im Freiland aufgezeichneten Laute lassen sich im Repertoire von *Macaca radiata* mindestens 25 unterschiedlich strukturierte Lauttypen unterscheiden. Wie bei *Macaca silenus*, so besteht auch das Repertoire dieser Art sowohl aus diskreten als auch aus Elementen mit sehr variablen Strukturparametern. Letztere traten bei *Macaca radiata* jedoch mit größerer Häufigkeit auf und zeigten z.T. intermediäre Strukturmerkmale.

Die Anzahl geschlechtsspezifischer Laute beschränkte sich auf die Kopulationslaute von Männchen und Weibchen sowie den 'mounting grunt' erwachsener Männchen. Zwei Laute (sneeze, babble) waren ausschließlich von Infantes zu hören, 'isolation whoo', 'cluck' und 'whistle' nur von Infantes und juvenilen Tieren. Kinder äußerten bei Beunruhigung schrille, frequenzmodulierte Lautfolgen, die den Alarmlauten älterer Tiere ähnelten und vermutlich eine Vorstufe dieses Lautes darstellen.

Anhand der Tonbandaufzeichnungen aus Gruppenbeobachtungen wurde die Gesamtvokalisationsrate bei etwa 1000 Lauten/h festgestellt, aus den FT-Beobachtungen ergaben sich für Einzeltiere Vokalisationsraten von 14 bis 37 Lauten/h.

Die Häufigkeiten, mit der die verschiedenen Laute auftraten, zeigten bei dieser Art ein sehr ausgeglichenes Verhältnis. Der Anteil des häufigsten Lautes (contact rattle) betrug hier nur etwa 30%, die Anzahl von Lauten mit geringem Prozentanteil (weniger als 1.0%) war deutlich niedriger als bei *Macaca silenus*. Die Raten der vier häufigsten Lauttypen zeigten folgende altersabhängige Unterschiede: Bei drei Lauten (whoop, scream,

contact rattle) verringerte sich die Rufrate mit zunehmendem Alter, während bei den geräuschhaften Drohlauten (threat rattle, growl) ein kontinuierlicher Anstieg zu verzeichnen war.

Die Diversitätsberechnung ergaben, daß ein Großteil der Laute (ca 50%) von den verschiedenen Alters- und Geschlechtsgruppen mit annähernd gleicher Häufigkeit geäußert wurde. Dennoch zeigten sich auch hier markante demographische Unterschiede: Wie bei der anderen Art war die Vokalaktivität von Infantes und Juvenilen durch ein breites Spektrum unterschiedlicher Laute mit relativ ausgeglichener Häufigkeitsverteilung gekennzeichnet, während bei den Subadulten asymmetrische Häufigkeitsverteilung einen deutlichen Diversitätsverlust bewirkte. Geschlechtsspezifische Unterschiede hinsichtlich der Häufigkeitsverteilung zeigten sich vor allem bei den adulten Tieren, wobei bei den Männchen die Vokalisationsrate höher, die Diversität jedoch sehr viel niedriger war als bei den Weibchen.

4.3 Presbytis johnii:

Spektrographische Analysen der Tonaufzeichnungen von Presbytis johnii ergaben ein aus mindestens 18 Lauten bestehendes, durch marginale Strukturvariabilität gekennzeichnetes Lautrepertoire. Auffällige Divergenzen zeigten sich hinsichtlich der Nutzung des Repertoires durch die verschiedenen Alters- und Geschlechtsklassen. Vier Laute sowie das Zähneknirschen waren ausschließlich von den erwachsenen Männchen zu hören, ein Laut nur von adulten Weibchen. Vier Laute wurden von erwachsenen Tieren beiderlei Geschlechts geäußert, während das gemeinsame Repertoire adulter Weibchen und jugendlicher Tiere neun Laute umfaßte.

Aus den Gruppenbeobachtungen resultierte eine Gesamtvokalisationsrate von etwa 300 Lauten/ h; Einzeltiere äußerten zwischen 26 und 50 Laute pro Stunde.

Untersuchungen zur Häufigkeit der verschiedenen Laute weisen auf eine relativ gleichmäßige Verteilung hin: Der Anteil des häufigsten Lautes (whistle) betrug weniger als 20% der Gesamtvokalisationsrate, nur drei Laute waren mit weniger als einem Prozent am vokalen Geschehen beteiligt. Bei den vier dominierenden Lauttypen wiesen die Häufigkeitsverteilungen altersabhängige Tendenzen auf, wobei in zwei Fällen (hiccup, cough) Rufrate und Alter des Senders positiv, bei zwei anderen Lauten (warble, whistle) hingegen negativ korrelierten.

Die Diversitätsberechnungen ergaben sowohl alters- als auch geschlechtsspezifische Unterschiede im Lautverhalten dieser Art: Im Gegensatz zu *Macaca* verbreiterte sich bei *Presbytis johnii* das Diversitätsspektrum (Anzahl der verschiedenen Lauttypen) mit zunehmendem Alter und erreichte bei den subadulten Tieren sein Maximum. Zusätzlich zu diesem Trend zeigten sich bei adulten und subadulten Tieren geschlechtsspezifische Unterschiede, wobei die Diversität weiblicher Tiere höher lag als bei gleichaltrigen Männchen.

4.4 *Presbytis entellus*:

Strukturanalysen ergaben für die Art *Presbytis entellus* ein Repertoire von mindestens 21 unterschiedlichen Lauten. Das Ausmaß an Strukturvariabilität entsprach in etwa den für *Presbytis johnii* beschriebenen Verhältnissen, wobei Laute mit interme-

diären Strukturmerkmalen bei *P. entellus* jedoch häufiger registriert wurden.

Die aus Gruppenbeobachtungen ermittelte Gesamtvokalisationsrate lag bei etwa 1000 Lauten/ h; Einzeltiere äußerten, je nach Klasse, 10 bis 230 Laute pro Stunde.

Wie bei der anderen Langurenart, so zeigten sich auch hier auffällige demographische Repertoireunterschiede: Sechs Laute waren nur von erwachsenen Männchen zu hören, nur drei Lauttypen wurden sowohl von den Weibchen als auch den Männchen dieser Altersklasse geäußert.

Bezüglich der Häufigkeit, mit der die verschiedenen Laute an der Gesamtvokalisationsrate beteiligt waren, zeigte sich bei *Presbytis entellus* ein vergleichsweise unausgeglichenes Verhältnis: Der größte Anteil entfiel mit 23% auf den 'grunt bark', bei sechs Lauten betrug die Vokalisationsrate weniger als 1%.

Die demographischen Merkmale der Lautaktivität von *Presbytis entellus* entsprachen denen der anderen Art. Nur bei den erwachsenen Tieren zeigten sich deutliche Abweichungen insofern, als die Vokalisationsrate der Männchen sehr viel höher, das vokale Spektrum (Diversität) jedoch sehr viel schmäler war als bei gleichalten Weibchen.

5.0 Diskussion:

Die Untersuchungsergebnisse der vorliegenden Arbeit machen deutlich, daß die vokalen Kommunikationssysteme der zur gleichen Gattung gehörenden Arten neben vielen Gemeinsamkeiten auch durch markante Unterschiede gekennzeichnet sind. Auf der Suche nach den möglichen Ursachen dieser Ergebnisse stellt sich die Frage, welche Faktoren für die Ausprägung der einzelnen Merkmale des akustischen Kommunikationssystems verantwortlich sind.

WINTER (1969 b) stellte fest, daß die Isolationslaute verschiedener Subspezies der Art *Saimiri sciureus* signifikante Strukturunterschiede aufweisen. Bei Hybridformen dieser Unterarten fanden NEWMAN & SYMMES (1982) eine deutliche Kovarianz zwischen der Lautstruktur und morphologischen Merkmalen.

Die Distanzrufe von Hybriden der beiden hier untersuchten Langurenarten ließen ebenfalls intermediäre Strukturmerkmale erkennen (HOHMANN, im Druck). Vergleichbare Ergebnisse liegen aus den Arbeiten von BROCKELMAN (1978), GEISSMANN (1984) und TENAZA (1985) an Hylobatiden und GAUTIER & GAUTIER (1977) an Cercopitheciden vor. Ohne Zweifel weisen diese Befunde auf eine genetische Determination artspezifischer Strukturmerkmale akustischer Signale hin.

Häufigkeit und Art der Vokalisation hängen u.a. vom aktuellen Status sowie der Systemlage des Senders ab (TEMBROCK, 1975). Faktoren wie die emotionale Gestimmtheit des vokalisierenden Tieres, sein sozialer Status sowie die Distanz zwischen Sender und Empfänger sind demnach für das Verständnis des beobachteten Verhaltens von entscheidender Bedeutung. Andererseits beeinflusst

das vokale Verhalten eines Tieres, oft in vorhersagbarer Weise, Motorik und/oder Vokalisation anderer Gruppenmitglieder (KLOTZ, 1973; ROBINSON, 1982; MAURUS et al, 1985; HARCOURT et al, 1986). Die Reichweite akustischer Signale hängt sowohl von deren physikalischer Struktur (Frequenzmuster, Energieverteilung, Amplitudenmodulation), der Rufposition des Senders sowie der Art und Intensität des Hintergrundrauschens ab, unterliegt aber auch dem Einfluß verschiedener Umweltfaktoren wie, der Vegetationsdichte, Luftfeuchtigkeit und Temperatur des jeweiligen Biotops (MARTEN et al, 1977; WILEY & RICHARDS, 1978; HENWOOD & FABRICK, 1979). Für die Ausprägung der verschiedenen Merkmale der Kommunikationssysteme kommen demnach (a) genetische, (b) soziale und (c) exogene Faktoren in Frage. Damit ist der Rahmen vorgegeben, in welchem die Determinanten für die charakteristischen Merkmale der Kommunikationssysteme der vier Primatenarten zu suchen sind. Mit Sicherheit kann davon ausgegangen werden, daß diese Faktorengruppen nicht isoliert sondern als komplexes System wirken und durch weitere Elemente (z.B. Signale anderer Kommunikationssysteme) ergänzt werden.

5.1 Vergleich von *Macaca silenus* und *M.radiata*:

Vergleiche struktureller und kontextrelevanter Kriterien sowie die sich daraus ergebende Anzahl äquivalenter Laute lassen ein hohes Maß an Übereinstimmung im vokalen Verhalten beider Makakenarten erkennen. Wie gezeigt werden konnte, verfügen beide Arten auch über Signale, für die sich keine Entsprechung im Repertoire der jeweils anderen Art fand. Besonders hoch war die Anzahl dieser Laute bei *Macaca radiata*, wobei in einigen Fällen

durchaus Ähnlichkeiten mit Elementen des 'äquivalenten Repertoires' festgestellt werden konnten: So waren die 'contact rattles' von *Macaca radiata* strukturanalytisch nur ungenügend von den phonetisch sehr ähnlichen 'threat rattles' zu unterscheiden, konnten hingegen aufgrund der sozialen Situation, in der sie geäußert wurden, der Reaktion anderer Gruppenmitglieder sowie der begleitenden mimischen Ausdrucksbewegung ('Augengruß') deutlich von jenen unterschieden werden. Die Grundstruktur der 'whistles' war derjenigen der 'isolation whoos', die der 'arched screams' derjenigen der 'tonal screams' vergleichbar. Unübersehbar war auch die enge phonetische Beziehung zwischen 'vibrato growl' und 'growl' einerseits sowie 'chuckle' und 'squeak' andererseits.

Diese Befunde deuten darauf hin, daß es sich bei dem überwiegenden Teil dieser Laute um Variationen von Lauttypen handelt, die auch im Repertoire der anderen Art vorkommen. Die Frage, warum diese für *Macaca radiata* so typischen Laute im Repertoire der anderen Art fehlen, wird erst nach eingehender Funktionsprüfung derselben beantwortet werden können, eine Problemstellung, für deren Lösung gezielte Verhaltensexperimente und/oder statistische Analysen notwendig sind.

Unabhängig davon bieten sich bereits auf dem bisherigen Wissensstand verschiedene Erklärungsmöglichkeiten an:

- 1) Vergleichbare Strukturvariationen treten auch bei *Macaca silenus* auf, werden jedoch so selten geäußert, daß diese im Untersuchungszeitraum nicht erfaßt werden konnten;

- 2) Strukturvariationen treten auf, betreffen jedoch andere physikalische Parameter (z.B. frequenzabhängige Energieverteilung, Amplitudenmodulationen) als bei *Macaca radiata* und wurden deshalb nicht als solche identifiziert;
- 3) Variationen vergleichbaren Ausmaßes wurden nicht registriert, da die entsprechenden auslösenden Situationen oder die der Vokalisation zugrundeliegenden Interaktionsformen bei *Macaca silenus* nicht oder nur sehr selten vorkommen.

Untersuchungen zur vokalen Kommunikation Roter Colobusaffen (*Colobus badius*) führten zu der Annahme, daß diese Art über ein einfaches, nur aus vier unterschiedlich strukturierten Lauttypen bestehendes Repertoire verfügt (HILL & BOOTH, 1957; MARLER, 1970). Langzeitstudien an der gleichen Art ergaben hingegen ein sehr viel umfangreicheres Repertoire, wobei verschiedene Laute erst nach mehrmonatiger Beobachtungszeit erstmals registriert wurden (STRUHSAKER, 1975).

Erwachsene Männchen der Art *Macaca radiata* bilden untereinander komplex strukturierte, langfristig stabile Koalitionen, interagieren jedoch nicht nur mit ihresgleichen, sondern sehr häufig auch mit Tieren anderer Alters- und Geschlechtsgruppen, einschließlich Säuglingen und Kleinkindern (ALI, 1981). In den Ein-♂-Gruppen von *Macaca silenus* fehlt das gesamte Interaktionsspektrum zwischen erwachsenen Männchen. Interaktionen zwischen adulten Männchen und anderen Tieren sind aufgrund der Gruppenstruktur zudem mit einer sehr viel geringeren Häufigkeit zu erwarten als bei *Macaca radiata*. Die Möglichkeit auszuschließen,

daß es sich bei den beschriebenen Unterschieden im Lautrepertoire beider Makakenarten wenigstens teilweise um Beobachtungsartefakte handelt, wäre deshalb zum jetzigen Zeitpunkt sicherlich verfrüht.

Mit Hilfe statistischer Analysen konnte GREEN (1975) nachweisen, daß verschiedene Strukturvarianten der tonalen Kontaktlaute von *Macaca fuscata* mit spezifischen Interaktionsformen korreliert waren. Wie bereits ausführlich beschrieben, fanden sich auch bei den 'whoos' von *Macaca radiata* derartige Korrelationen (HOHMANN, in Vorbereitung a), wobei Art und Dimension der Strukturvariation zwischen beiden Arten weitgehend übereinstimmen. Während die Laute von *Macaca fuscata* im wesentlichen durch den Verlauf der Frequenzmodulationen gekennzeichnet waren, erwiesen sich im Falle von *M. radiata* die Höhe der Grundfrequenz sowie die Dauer des Lautes ebenfalls als zuverlässige Unterscheidungskriterien. Wie diese Beispiele zeigen, folgen verschiedene Arten bei der Variation vergleichbarer Lauttypen zwar keinem starren Schema, lassen jedoch durchaus vergleichbare Tendenzen hinsichtlich der Qualität der Strukturänderungen erkennen. Laboruntersuchungen an verschiedenen Makakenarten ergaben, daß unabhängig von der Artzugehörigkeit für die Diskriminierung verschiedener Strukturvarianten frequenz- und zeitabhängige Parameter von entscheidender Bedeutung sind (ZOLOTH et al, 1979). Abweichungen ergaben sich jedoch, an welchen Kriterien sich die verschiedenen Arten bei der Diskrimination orientierten, ein Hinweis darauf, daß artspezifische Unterschiede also eher auf der Seite der Perzeption zu erwarten sind. Diese Befunde sowie die auffällige Übereinstimmung struktureller Merkmale beider Makakenarten legen den

Schluß nahe, daß die Unterschiede hinsichtlich des Lautrepertoires beider Arten vor allem im sozialen und interaktiven Bereich zu suchen sind.

Bevor dieser Frage weiter nachgegangen wird, soll noch ein weiterer Aspekt struktureller Unterschiede im Repertoire beider Makakenarten diskutiert werden.

Analysen der Alarmrufe sympatrischer Vogelarten (MARLER, 1956), Neuweltaffen (MASATAKA, 1986) und Altweltaffen (MARLER, 1973) deuteten auf eine konvergente Entwicklung der Struktur dieser Laute hin. Als Erklärung für diese Entwicklung wurden altruistisches Verhalten sowie Risikoverminderung durch schwer zu ortende Signalstrukturen vermutet. Umso erstaunlicher war die Entdeckung der gravierenden Strukturunterschiede der Warnlaute von *Macaca silenus* und *M. radiata*.

Vergleiche der Warnlautstruktur verschiedener Makakenarten zeigen, daß diese zwei phonetisch unterschiedlichen Gruppen zugeordnet werden können: Tonale, segmentierte Alarmrufe, wie sie von *Macaca radiata* geäußert werden, kommen auch bei *M. mulatta* (LINDBURG, 1971; eigene Beobacht.), *M. cyclopis* (POIRIER, 1978), *M. assamensis* (EUDEY, 1979), *M. fascicularis* (CALDECOTT, 1986 a; eigene Beobacht.) und vermutlich *M. thibetana* (FOODEN et al, 1985) vor. Geräuschhafte Groll- oder Bell-Laute in der Art von *Macaca silenus* sind von *M. arctoides* (GROVES, 1980), *M. pagensis* (WHITTEN & WHITTEN, 1982), und *M. nemestrina* (CALDECOTT, 1986 a; eigene Beobacht.) bekannt. Eine Ausnahme stellen die Rotgesichtsmakaken (*Macaca fuscata*) dar, für die zwei phonetisch unterschiedliche Warnlautbeschreibungen vorliegen (ITANI, 1963;

GREEN, 1975). Ob es sich dabei wie im Falle von *Macaca radiata* um geschlechtsspezifische Merkmale handelt, ist nicht bekannt. Interessanterweise korrespondieren die phonetischen Unterschiede der Warnlaute mit den taxonomischen Gruppierungen, wie sie sich aus anatomisch/morphologischen (FOODEN, 1981) und genetischen (MELNIK & KIDD, 1985) Untersuchungen ergaben: Demnach äußern alle zur *silenus*- bzw. *arctoides*-Gruppe gehörenden Arten geräuschhafte Warnlaute, während tonal-segmentierte Rufe kennzeichnend für die Vertreter der *fascicularis*- und *sinica*-Gruppe sind.

Vergleiche der Ergebnisse der hier untersuchten Makakenarten mit den Untersuchungen an *Macaca nemestrina* (CALDECOTT, 1986 a) und *M.fascicularis* (WHEATLEY, 1980; VAN SCHAIK, 1985) lassen klar erkennen, daß weder die heutige Lebensweise der Arten (terrestrisch/arboreal), noch andere Umweltfaktoren wie Habitatstruktur oder Raubfeind-Druck eine hinreichende Erklärung bieten. Für die Strukturunterschiede der Warnlaute sympatrischer Makakenarten wie *Macaca silenus* und *M.radiata* oder *M.nemestrina* und *M.fascicularis* kommen deshalb in erster Linie genetische, ökologischen Einflüssen gegenüber resistente Faktoren in Frage.

Geht man davon aus, daß die Äußerung eines bestimmten Lautes mit dem Ablauf einer spezifischen Interaktionsform korreliert, dann kann die Häufigkeit, mit der die verschiedenen Lauttypen in einem definierten Zeitraum geäußert werden, als relatives Maß für das Interaktionsprofil der jeweiligen Art verwendet werden.

Wie die Untersuchung zur Häufigkeitsverteilung der einzelnen Laute zeigte, waren 11 der insgesamt 17 als äquivalent klassifizierten Laute bei beiden Arten annähernd proportional ($HI \leq 0.5$) am Lautgeschehen beteiligt. Bei 6 Lauten wiesen hohe Indizes ($HI \geq 0.5$) auf asymmetrische Häufigkeitsverteilungen hin. Am auffälligsten war die Divergenz bei den geräuschhaften Schreilaute (scream), geräuschhaften Drohlauten (growl), den tonalen Kontaktlauten (contact whoo) sowie den Kopulationslauten. Ist die Eingangs geäußerte Vermutung korrekt, dann können im Bereich der für diese Lautäußerungen typischen Interaktionsformen deutliche Unterschiede zwischen beiden Arten erwartet werden. Geräuschhafte Schreilaute wurden bei beiden Arten ausschließlich im Zusammenhang mit agonistischen Interaktionen vom subordinanten Interaktionspartner geäußert. Im Gegensatz zu den tonalen Schreilaute waren 'screams' zu hören, wenn es zwischen den Gruppenmitgliedern zu physischen Auseinandersetzungen kam. Wie die Ergebnisse zeigen, betrug der Anteil dieser Laute bei *Macaca silenus* 0.2%, bei *M. radiata* hingegen mehr als 5%. Übereinstimmend mit den Beobachtungen dieser Untersuchung registrierte ALI (1981) im Zusammenhang mit Gruppenbegegnungen hohe Raten agonistischer Auseinandersetzungen zwischen erwachsenen Gruppenmitgliedern und interpretierte die Angriffe der Männchen als Hüteverhalten ('herding'). Die Reviere benachbarter Gruppen können weiträumig, z.T. sogar gänzlich überlappen, und häufige Gruppenbegegnungen sind die Folge. Da im Gegensatz zu allen anderen Makakenarten bei *Macaca radiata* auch Weibchen die Natalgruppe verlassen, um sich dauerhaft anderen Gruppen anzuschließen (ALI, 1981; MOORE & ALI, 1984) kommt dem Verhalten der Männchen dieser Art besondere Bedeutung zu.

Anders sind die Verhältnisse bei *Macaca silenus*: Der Überlappungsbereich der Reviere benachbarter Gruppen beträgt nach KUMAR (1987) nur etwa 30 bis 40%, und die Anzahl registrierter Gruppenbegegnungen war deutlich geringer als bei der anderen Art, und nur in 11% aller registrierten Gruppenbegegnungen konnten agonistische Interaktionen innerhalb und zwischen den Gruppen beobachtet werden (KUMAR & KURUP, 1985 a). In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß im Gegensatz zu *Macaca radiata* bei *M.silenus* nur die Männchen emigrieren, während die Weibchen in der Natalgruppe verbleiben (KUMAR, 1987).

Im gleichen Zusammenhang dürfte der markante Unterschied bei den 'growls' zu sehen sein, die bei *Macaca silenus* 1.6%, bei *M.radiata* hingegen 12% der Gesamtvokalisationsrate ausmachten. Wie bereits erwähnt, wurden diese Laute vor allem von rivalisierenden Männchen an Nahrungsquellen mit extrem hoher Futterkonzentration sowie bei Gruppenbegegnungen geäußert. Die Auswertungen der Aufzeichnungen über den Verlauf von 89 registrierten Begegnungen zwischen vier verschiedenen Gruppen ergaben eine positive Korrelation zwischen Anzahl erwachsener Männchen und der Dominanz der jeweiligen Gruppe. Das Kriterium der 'Dominanz' bezog sich dabei auf die Fähigkeit, ein bestimmtes Areal (Futterbaum, Schlafplatz etc) erfolgreich gegen eine zweite Gruppe zu verteidigen oder eine andere Gruppe aus diesem Areal zu verdrängen. Die beiden Beobachtungsgruppen (MR-1 und MR-2) verfügten über die größte Anzahl erwachsener Männchen (6 bzw. 5) und dominierten beide anderen Gruppen (4 bzw. 2 erwachsene Männchen), MR-1 (6 Männchen) war dominant über MR-2 (5 Männchen).

Als im Herbst 1987 drei erwachsene Männer MR-1 verließen und sich MR-2 anschloßen, veränderte sich die Inter-Gruppen-Hierarchie zugunsten von MR-2, zu der nun 8 Männer gehörten. Beachtet man nun, daß bei Gruppenbegegnungen alle erwachsenen Männchen 'growls' äußern, so ergibt sich eine klare Korrelation zwischen Anzahl männlicher Tiere und Anzahl registrierter Groll-Laute. SEKULIC (1982) fand Hinweise darauf, daß Rote Brüllaffen (*Alouatta seniculus*) bestimmte Laute (roar) zur Einschätzung der Größe und Verteidigungsstärke benachbarter Gruppen verwenden. Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) äußern bei Gruppenbegegnungen stimmungsgewaltige Drohlautvokalisationen ('crescendos'), von denen CALDECOTT (1986 a) vermutet, daß "...they could serve to recruit group-living adult males into some form of defensive action".

Es wäre denkbar, daß Hutaaffenmännchen durch kollektive Drohlautvokalisationen (Groll-Laute) die physische Stärke der Gruppe signalisieren und so energieaufwendige Kämpfe zwischen den Gruppen vermeiden.

Die große Anzahl erwachsener männlicher Tiere pro Gruppe, häufigere Gruppenbegegnungen sowie eine spezifische Funktion zur Vermeidung aggressiver Auseinandersetzungen bei Gruppenbegegnungen kommen daher als Erklärungsmöglichkeiten für die unterschiedliche Häufigkeit dieses Lautes bei den beiden Makakenarten in Frage.

Prominentester Laut im Repertoire von *Macaca silenus* war zweifelsohne der 'contact whoo'. Wie bereits erwähnt, wurden diese Laute vor allem während der Nahrungssuche oder bei Gruppenlokomotionen geäußert, wobei der Großteil der Vokalisationen (27%)

von adulten Weibchen stammte. Während dieser Aktivitäten waren die verschiedenen Subgruppen (Weibchen-Clans) oft auf ein weites Gebiet verstreut. Nach GREEN (1978) beträgt in solchen Situationen der Individualabstand zwischen den Mitgliedern eines Clans etwa 5 Meter, KAUMANN et al (1988) ermittelten bei einer Gefangenschaftskolonie einen durchschnittlichen Inter-Individualabstand von 7 m. Nach KUMAR (1987) kann der Abstand zwischen den Clans im natürlichen Lebensraum bis zu 600 m betragen. In den Gruppen von *Macaca radiata* sind die Individualdistanzen mit 0.5 bis 1.5 Metern deutlich geringer und matrilineare Untergruppierungen fehlen (ALI, 1981).

Die hohe Anzahl affiner Kontaktlaute, deren strukturelle Merkmale günstige Eigenschaften für die Kommunikation über große Distanzen aufweisen (BROWN, 1982), kann demnach als eine besondere Anpassung von *Macaca silenus* an den vegetationsreichen Lebensraum, die geringe Gruppenkohäsion sowie die begrenzten Sichtverhältnisse in den mittleren und oberen Baumstraten verstanden werden.

Darüberhinaus ist daran zu denken, daß es sich bei diesen Lauten um einen komplexen Regulationsmechanismus handelt, der der Aufrechterhaltung spezifischer Distanzen zwischen den verschiedenen Gruppenmitgliedern dient. Die tonalen Kontaktlaute von *Macaca arctoides* und *M. fuscata* weisen individuelle, invariante Strukturmerkmale auf (LILLEHEI & SNOWDON, 1978; MITANI, 1986). Durch experimentelle Untersuchungen an Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) und Rotgesichtsmakaken (*M. fuscata*) konnte nachgewiesen werden, daß Jugendliche und Kinder die Laute ihrer Mütter von

denen anderer Weibchen klar unterscheiden (HANSEN, 1976; MASA-TAKA, 1984). Bereits im Feld war es möglich, bestimmte Individuen der Beobachtungsgruppen von *Macaca silenus* anhand ihrer Kontaktlaute zu identifizieren, entsprechende Analysen der Tonbandaufzeichnungen stehen jedoch noch aus.

Demnach ist anzunehmen, daß die Kontaktlaute nicht nur über den jeweiligen Standort des Senders informieren, sondern auch dessen Identität erkennen lassen. Es wäre also zu erwarten, daß die Laute bei Mitgliedern des gleichen Clans Distanzverringerung, bei denen anderer Subgruppen Aufrechterhaltung bzw. Vergrößerung der Distanz zum Nachbarn bewirken. Die Klärung dieser Fragestellung wird ebenfalls Gegenstand weiterer Untersuchungen sein. Wie gezeigt wurde, überwiegen bei *Macaca radiata* anstelle der tonalen geräuschhafte Kontaktlaute (contact rattle). Die Transmission dieser mit geringem Schalldruck geäußerten Laute ist auf wenige Meter beschränkt und keinesfalls dazu geeignet, den Standort des Senders über größere Entfernung anzuzeigen. Die simultan zur Vokalisation auftretende Ausdrucksbewegung deutet ebenfalls auf eine Funktion im Nahbereich hin. Hohe Gruppenkohäsion, geringe Individualabstände und höherer Druck durch bodenlebende Raubtiere mögen für das artspezifische Kontaktlautverhalten der semiterrestrischen Art *Macaca radiata* gleichermaßen verantwortlich sein.

Unter Berücksichtigung dieser Faktoren wird auch die hohe Anzahl von 'long distance whoos' bei dieser Art verständlich. Laute dieser Art waren nur zu hören, wenn Einzeltiere oder Subgruppen den Kontakt zum Kern der Gruppe verloren hatten. Gruppenfissio-

nen traten z.B. als Folge heftiger Auseinandersetzungen benachbarter Gruppen, Begegnungen mit Raubtieren und anderer Störfälle auf. Meist folgte in solchen Situationen eine Periode akustischer und motorischer Ruhe. Die anschließend geäußerten 'long distance whoos' bewirkten in allen beobachteten Fällen das Zusammenfinden der Gruppenteile, wobei gleichartige Vokalisationen und Ästeschütteln offensichtlich als Orientierungshilfen fungierten.

In diesem Zusammenhang sei noch darauf hingewiesen, daß 'long distance whoos' ausnahmslos von erhöhten Standorten geäußert wurden. Ob dies allein durch die vorausgegangene Störung bedingt war oder auch auf eine Verbesserung der Signaltransmission (WILEY & RICHARD, 1978) zielt, sei dahingestellt. Wie bereits berichtet, äußern die Männchen von *Macaca silenus* in vergleichbaren Situationen 'loud calls', die ebenfalls der Zentrierung der Gruppe dienen (SUGIYAMA, 1968; GREEN, 1981; HERZOG & HOHMANN, 1984).

Das Fortpflanzungsgeschehen beider Makakenarten konzentriert sich auf die regional etwas divergierenden Regenzeiten (KUMAR & KURUP, 1985 b; ALI, 1981). Bei *Macaca silenus* zeigen östrische Weibchen auffällige Brunstschwellungen im Anogenitalbereich. Mit dem Beginn der Fortpflanzungsphase werden die adulten Männchen sozial sehr aktiv, halten sich nun vorwiegend im Zentrum der Gruppe auf und folgen den östrischen Weibchen. KUMAR (1987, 1988) berichtete über heftige Weibchenrivalitäten, einschließlich Störversuchen der Kopulation seitens anderer Gruppenmitglieder. Die Ursache für dieses Verhalten ergibt sich vermutlich

aus der Tatsache, daß bei *Macaca silenus* nur ein, seltener zwei physisch und sozial mature Männchen zur Gruppe gehören, andererseits jedoch mehrere oder alle reproduktiven Weibchen etwa zur gleichen Zeit östrisch werden. KUMAR & KURUP (1985 b) fanden, daß Bartaffenmänner adulten östrischen Weibchen größere Aufmerksamkeit schenken als subadulten Tieren, die ebenfalls alle äußeren Anzeichen der Rezeptivität (Brunstschwellungen) zeigten und führen dies auf Verhaltensunterschiede zwischen adulten und subadulten Weibchen zurück. ROWELL (1967) untersuchte das Fortpflanzungsverhalten von Pavianen und Rhesusaffen und berichtete: "When a fully swollen female does not behave like an oestrous female, the males ignore her, a fact that suggests that they are not reacting primarily to her changed appearance". Schließlich ist zu beachten, daß bei den Männchen von *Macaca silenus* nur etwa 12% aller Kopulationen zur Ejakulation führen (LINDBURG et al, 1985).

Bei *Macaca radiata* ist die Beziehung zwischen den Partnern weniger stabil, und Weibchen und Männchen sind außerordentlich promiskuitiv (GLICK, 1980). Männchen dieser Art sind 'single mounters' (CALDECOTT, 1986 b), verhalten sich untereinander sehr kooperativ, und auch zwischen den Weibchen fehlen Rivalitäten (SIMONDS, 1965; SUGIYAMA, 1971). Diese gravierenden Unterschiede im Paarungsverhalten stimmen mit den unterschiedlichen Rufraten der Weibchenkopulationslaute überein. Es ist zu vermuten, daß es sich bei dieser Vokalisation entweder um ein agonistisches, gegen andere Weibchen gerichtetes Signal, oder um die Bindung zum adulten Männchen stabilisierendes Element handelt. Auch eine Kombination beider Funktionen wäre denkbar.

Das Beispiel der Kopulationslaute der Weibchen von *Macaca radiata* verdeutlicht die bereits diskutierte Problematik hinsichtlich der Einschätzung des Lautrepertoires einer Art und zeigt, welche konkreten Auswirkungen soziale Faktoren (in diesem Fall die artspezifischen Fortpflanzungsstrategien) auf das vokale Verhalten haben können.

Nachdrücklicher als alle vorherigen Untersuchungsschritte ließen die Ergebnisse der Fokustierbeobachtungen deutliche demographische Unterschiede im vokalen Verhalten beider Arten erkennen. Konsistente Dominanz weiblicher Tiere und auffällige Disproportionalität bezüglich der Häufigkeitsverteilungen charakterisierten das Vokalverhalten von *Macaca silenus*, während für *M. radiata* geringe Geschlechtsunterschiede im vokalen Verhalten und relativ kohärente Häufigkeitsverteilungen der verschiedenen Lauttypen kennzeichnend waren.

Neben der sozialen Organisation der Gruppen (Anzahl erwachsener Männchen) weisen beide Makakenarten auch hinsichtlich der geschlechtsspezifischen Rollendifferenzierung z.T. erhebliche Unterschiede auf. Im Gegensatz zu den klar definierten und sozial hoch aktiven Weibchenclans von *Macaca silenus* besteht zwischen den adulten Weibchen der anderen Art eine vergleichsweise lockere Rangbeziehung. SIMONDS (1965) berichtete: "Of the 18 females in the Somanathapur group, 4 of them were easily ranked in dominance. Of the remaining 14 females, it could only be said they were more or less dominant. It is likely that they were ranked among themselves, but the means of ranking them did not become evident during the study". SUGIYAMA (1971) äußerte sogar

die Vermutung, daß "...the bonnet (*Macaca radiata*) troop has no strict social order, as have most Japanese macaque troops".

Die erwachsenen Männchen von *Macaca radiata* sind sozial außerordentlich aktiv, interagieren mit Tieren aller anderen Alters- und Geschlechtsklassen (SIMONDS, 1965; ALI, 1981) und bilden damit einen starken Kontrast zu den sozial und räumlich peripheren Männchen der anderen Art.

Demzufolge kann davon ausgegangen werden, daß der überwiegende Teil sozialer Interaktionen bei *Macaca silenus* zwischen den Mitgliedern der verschiedenen Weibchenclans stattfindet, wobei die Führer dieser Subgruppen, also adulte Weibchen, das Zentrum des sozialen Geschehens darstellen. Unter Berücksichtigung dieser Faktoren ist die dominierende Rolle adulter Weibchen im sozialen Bereich (einschließlich Vokalisation) gewissermaßen vorprogrammiert. Andererseits erklärt das Fehlen derartiger Subzentren sowie die rege Beteiligung aller Alters- und Geschlechtsgruppen bei *Macaca radiata* die vergleichsweise hohe Kohärenz im vokalen Verhalten.

Die Ergebnisse der Fokustieruntersuchungen machten bei beiden Arten markante Unterschiede im vokalen Verhalten von Kindern und Jugendlichen einerseits und subadulten und adulten Tieren andererseits deutlich.

Übereinstimmend mit den Ergebnissen der hier untersuchten Makakenarten berichteten BERTRAND (1969), CHEVALIER-SKOLNIKOFF (1974) und KAWABE & KAWAMURA (1960, zitiert bei ITANI, 1963), daß die Infantes von *Macaca arctoides* und *M. fuscata* bereits in den ersten Lebensmonaten über einen Großteil des artspezifischen Lautrepertoires verfügen. Isoliert aufgezogene Totenkopfpaffen

(*Saimiri sciureus*) beginnen etwa in der fünften Lebenswoche Lautsequenzen zu äußern, die nahezu alle Elemente des artspezifischen Repertoires enthalten (HERZOG & HOPF, unveröffentlichte Daten). Beobachtungen der hier untersuchten Makaken sowie Berichte anderer Autoren (SNOWDON, 1986) geben Anlaß zu der Vermutung, daß die hohe Diversität im Vokalverhalten der Infantes bei *Macaca* wenigstens teilweise Ausdruck akustischen Explorationsverhaltens, ähnlich dem 'Plappern' (OLLER, 1980) menschlicher Säuglinge darstellt.

Wie in dem Untersuchungsabschnitt 3.3.1 gezeigt werden konnte, resultierte der krasse Unterschied zwischen jugendlichen und subadulten Tieren nicht so sehr aus einer Verringerung der Gesamtvokalisationsrate, sondern Veränderungen, welche die Anzahl der verschiedenen Lauttypen sowie die entsprechende Häufigkeitsverteilung betrafen. Aus den in Tab.9 und 10 enthaltenen Daten könnte der Eindruck entstehen, daß der Umfang des Lautrepertoires mit zunehmendem Alter abnimmt. Deshalb sei an dieser Stelle noch einmal auf die bei der Erfassung dieser Daten verwendete Methode hingewiesen, bei der einige Laute älterer Tiere (Warnlaute) unberücksichtigt blieben, andere (z.B. alle tonalen Kontaktlaute, alle tonalen Schreilaute) zu Lautgruppen zusammengefaßt wurden.

Bereits aus den oben beschriebenen Berichten über kontextabhängige Strukturvariationen tonaler Kontaktlaute bei *Macaca fuscata* (GREEN, 1975) und *M.radiata* (HOHMANN, in Vorber. a) wurde deutlich, daß diese Lautgruppe als Subsystem zu verstehen ist, wobei einige Elemente dieses Systems funktional und strukturell durch-

aus als diskrete Lauttypen angesehen werden können. Die bisherigen Beobachtungen deuten darauf hin, daß sich dieses System während der Ontogenese erst allmählich entwickelt und differenziert. Verschiedene Kontaktlautvarianten von *Macaca fuscata* werden nahezu ausschließlich von erwachsenen Weibchen im Zusammenhang mit dem Paarungsverhalten geäußert, andere nur von erwachsenen, ranghohen Gruppenmitgliedern. Verschiedene Varianten des 'long distance whoo' von *Macaca radiata* waren nur von erwachsenen Tieren zu hören. Die Feldbeobachtungen lassen vermuten, daß die Differenzierung des 'vibrato growl' oder 'arched scream' ebenfalls erst bei älteren Jugendlichen und Subadulten stattfindet. Die strukturelle und funktionale Ausweitung dieser Lautgruppen dürfte daher in entscheidendem Maße für die registrierten Veränderungen im vokalen Verhalten beider Makakenarten verantwortlich sein. Auf der Grundlage vergleichender Untersuchungen an *Macaca silenus* und *M.fuscata* vermutete GREEN (1981), daß bestimmte Laute der Kinder (hack, gecker) als Vorläufer der von den Weibchen geäußerten Kopulationslaute angesehen werden können. Kinder äußern diese Laute in einer Reihe unterschiedlicher Situationen, die von allgemeiner, unspezifischer Beunruhigung bis hin zum massiven Protest bei der Entwöhnung reichen. Adulte Weibchen äußern Kopulationslaute ausschließlich im Verlauf einer Paarung, also in einem spezifischen, vergleichsweise selten auftretenden Kontext. Gezielte Untersuchungen wären nötig, um den genauen Verlauf der Ontogenese der Kopulationslaute zu verfolgen, aber das Beispiel macht deutlich, welche Veränderungen ein mit Sicherheit stattfindender, ontogenetisch bedingter Funktionswechsel verschiedener Lauttypen hervorrufen kann.

Ausgehend von ihren Beobachtungen zur Verhaltensontogenese von *Macaca arctoides* konstatiert CHEVALIER-SKOLNIKOFF (1974): "As the less stereotyped adult behavior patterns appear in the repertoire, the reflex behaviors drop out. Many of these new adult patterns are visual communicative behaviors". ANGST (1974) beobachtete, daß die Infantes von *Macaca fascicularis* bereits mit wenigen Monaten beginnen, akustische Signale selektiv einzusetzen oder zu unterdrücken: "Mit drei bis vier Monaten kommt es dann erstmals vor, daß Gicksen (eine Lautäußerung) in Situationen, bei welchen es bisher immer auftrat, nur noch kurz angedeutet wird oder sogar ausbleibt. Die meisten Säuglinge lernen in diesem Zusammenhang als Erstes, beim Gepacktwerden von Alpha zu schweigen und unter Umständen auch zu pressen".

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die qualitativen und quantitativen Untersuchungen divergierende Entwicklungstendenzen im vokalen Verhalten der beiden Makakenarten erkennen ließen. Markante Strukturunterschiede der Warnlaute korrelieren mit anderen taxonomischen Merkmalen und deuten auf eine frühe Trennung zwischen den beiden Artengruppen (silenus- und sinica-Gruppe) hin. Weitere Unterschiede fanden sich bezüglich der Häufigkeitsverteilung, mit der die verschiedenen Laute an der Gesamtvokalisationsrate beteiligt waren, sowie hinsichtlich der alters- und geschlechtsspezifischen Vokalaktivität. Es konnte gezeigt werden, daß diese Merkmale im vokalen Verhalten mit der Art und Häufigkeit spezifischer Interaktionsformen sowie Kriterien wie der Organisation und Kohäsion der Gruppen oder der typischen Inter-Individualdistanz korrelieren.

Die altersabhängigen Unterschiede im vokalen Verhalten von *Macaca silenus* und *M. radiata* dürften in erster Linie auf die strukturelle Differenzierung verschiedener Lauttypen, ontogenetisch bedingten Funktionswechsel akustischer Signale sowie die Ausbildung eines hochdifferenzierten visuellen Kommunikationssystems zurückzuführen sein.

5.2 Vergleich von *Presbytis johnii* und *P. entellus*:

Strukturanalysen, Verhaltensbeobachtungen und quantitative Untersuchungen der akustischen Systeme beider Langurenarten ergaben ein hohes Maß an Übereinstimmung. Die Anzahl der Laute, für die kein äquivalentes Element im Repertoire der anderen Art gefunden werden konnte, war im Vergleich zur anderen Artengruppe (*Macaca*) gering. Es ist anzunehmen, daß es sich auch hier bei einigen dieser Laute (z.B. ho-ho call, pant bark von *P. johnii*; rumble scream, soft bark von *P. entellus*) um Strukturvarianten oder Mischlaute äquivalenter Elemente handelt.

Kontext- und Strukturanalysen deuten auf eine enge Beziehung zwischen den tonalen, frequenzmodulierten Kontaktlauten (warble, whistle, isolation peep) hin. JÜRGENS (1979) fand Hinweise darauf, daß bei Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) die Zunahme unregelmäßiger Frequenzmodulationen vergleichbar strukturierter Laute mit einem Anstieg agonistischer Emotionen des Senders einhergeht. Über erregungsabhängige Frequenzmodulationen bei den Spiellauten von *Saguinus oedipus* berichtete GOEDEKING (1985).

Wie bereits erwähnt, traten diese Laute in teilweise recht unterschiedlichen Situationen auf, so bei Kontaktverlust, als

Protestreaktion auf Kontaktabweisung durch die Mutter oder andere Tiere, im Spiel mit Altersgenossen oder als 'mobbing call' gegen den Beobachter.

Bei seinen Untersuchungen an *Colobus badius* kam STRUHSÄKER (1975) zu ähnlichen Ergebnissen und schlußfolgerte: "Having 3 call types that serve similar functions may provide greater opportunities for individual vocal distinctiveness". Sicherlich mögen individuenpezifische Unterschiede bei der Benutzung dieser Laute von Bedeutung sein. Die an verschiedenen Makakenarten gewonnenen Ergebnisse zur kontextabhängigen Strukturvariabilität legen jedoch den Schluß nahe, daß der Komplex tonaler, frequenzmodulierter Laute im Repertoire beider Langurenarten ein vergleichbares Subsystem darstellt.

Analysen der zweiphasigen Bell-Laute (grunt bark) der Art *Presbytis entellus* deuten auf eine ähnliche Entwicklung hin. Wiederholt konnte im Feld beobachtet werden, daß ein einzelner 'grunt bark', der geäußert wurde, wenn der Sender eine herannahende Nachbargruppe entdeckt hatte, sofort die Aufmerksamkeit aller Gruppenmitglieder erregte. Gleichklingende Laute vom selben Tier bei Begegnungen mit einem Gruppenmitglied blieben hingegen unbeachtet. Nicht auszuschließen ist jedoch, daß dieser Laut lediglich dazu dient, visuelle Beachtung der anderen Gruppenmitglieder auszulösen, während die spezifische Mitteilung über Blickrichtung, Körperhaltung und andere Signale des Senders erfolgt.

Die in vergleichbaren Situationen geäußerten 'cough barks' von *Presbytis johnii* weisen abweichende Strukturmerkmale auf und

ließen keine Hinweise auf kontextabhängige Variabilität erkennen. Schon die größere Reichweite (mehrere hundert Meter) der amplitudenstarken 'cough barks' deutet darauf hin, daß diese im Distanzfeld wirken und daher eine wichtige Rolle bei der Inter-Gruppen-Kommunikation spielen könnten. Regelmäßig wurden diese Laute geäußert, wenn die Gruppe längere Ruhepausen beendete und weiter entfernt gelegene Futterbäume aufsuchte. Die Vokalisation erfolgte typischerweise simultan zu gewaltigen Sprüngen, wobei zwischen Vokalisation und Motorik eine auffällige Koordination zu erkennen war (erste Silbe= Absprung, zweite Silbe= Landung). Hier sei noch angemerkt, daß die Männchen verschiedener Gruppen häufig die Sprünge weiblicher Gruppenmitglieder mit entsprechenden Lauten "synchronisierten". Auf die Bedeutung dieses Verhaltens soll hier nicht näher eingegangen werden, aber es wäre denkbar, daß es sich dabei um eine Verhaltensstrategie handeln könnte, bei der potentiellen Zuhörern (Nachbargruppen) eine größere Anzahl erwachsener, männlicher Gruppenmitglieder vorge-täuscht wird als tatsächlich vorhanden. Mit großer Wahrscheinlichkeit kann jedoch davon ausgegangen werden, daß die zweisilbigen Bell-Laute von *Presbytis johnii* alle im Hörbereich befindlichen Nachbargruppen nicht nur über die Aktivität, sondern auch die Wanderungsrichtung der Nachbargruppe informiert.

Die räumliche Nähe der prospektiven Perzipienten sowie die Anwesenheit anderer erwachsener Männchen in der Gruppe dürften einen entscheidenden Einfluß auf die strukturelle und funktionale Differenzierung der zweisilbigen Bell-Laute von *Presbytis entellus* ausgeübt haben.

Auf die bemerkenswerten Unterschiede der 'loud calls' beider Arten wurde bereits mehrfach hingewiesen. Die stereotype zeitliche Organisation der Phrasen sowie die Komposition heterogener Ruffolgen ließen eine deutliche Differenzierung der Laute von *Presbytis johnii* erkennen. Alle Beobachtungsgruppen bewohnten exklusive Territorien, die durch natürliche oder 'traditionelle' Grenzen voneinander getrennt waren. Die eine Gruppe, zu der zeitweise zwei erwachsene Männchen gehörten, teilte sich, nachdem das jüngere Tier ebenfalls mit dem Rufen von 'loud calls' begonnen hatte. Männliche Tiere, die in eingeschlechtlichen Gruppen (all-male bands) lebten, äußerten niemals Distanzrufe. Demnach sind bei *Presbytis johnii* diese Laute exklusives Merkmal der Führer bisexueller Verbände. Es wurde bereits mehrfach darauf hingewiesen, daß die Distanzruffolgen neben den tonalen 'whoops' auch Bell-Laute enthalten, wie sie bei agonistischen Auseinandersetzungen oder Begegnungen mit Raubtieren geäußert werden. Heftige motorische Aktivitäten begleiteten die Vokalisationen, und am Ende der ersten Phrase nahm der Sender eine Position ein, die als ritualisiertes Präsentieren verstanden werden kann.

Bei *Presbytis entellus* äußerten auch die Männchen der eingeschlechtlichen Gruppen, also Tiere, die kein eigenes Revier besetzt hielten, Distanzlaute. Wie bereits früher erwähnt, zeigt auch diese Art raumgebundenes Revierverhalten, echte Territorialität im Sinne von BURT (1943) konnte jedoch nicht nachgewiesen werden.

Afrikanische Colobusaffen (*Colobus guereza*) weisen im Hinblick auf ihre ökologische Anpassung, die soziale Organisation der Gruppen sowie ihr vokales Verhalten große Ähnlichkeit mit *Presbytis johnii* auf. Freilandbeobachtungen an dieser Art ergaben eine negative Korrelation zwischen Reviergröße und Populationsdichte (DUNBAR, 1987). Weiterhin konnte gezeigt werden, daß in Ein-♂-Gruppen der Reproduktionserfolg der Männchen höher war als in Gruppen mit mehreren adulten Tieren dieser Klasse.

Nach Zensuserhebungen, die im Verlauf der hier vorliegenden Untersuchung durchgeführt wurden (HOHMANN & WESLEY, in Vorber.), erreichen Nilgiri Languren niemals die Populationsdichte wie sie von Grauen Languren bekannt sind (OPPENHEIMER, 1977, eigene Beobachtungen). Nach POIRIER (1969) mißt das von einer Gruppe besetzte Revier bei *Presbytis johnii* 0.5 bis 2.5 km², bei waldlebenden Grauen Languren hingegen nur 0.15 bis 0.2 km² (SUGIYAMA, 1967, YOSHIBA, 1968). Noch deutlicher wird der Unterschied, wenn man bedenkt, daß die Gruppen von *Presbytis johnii* aus 10 bis 15 Tieren bestehen, die Verbände waldlebender Grauer Languren jedoch bis 130 Mitglieder zählen.

Anders als bei den Grauen Languren, wo Gruppenbegegnungen weitgehend vermieden werden oder friedlich verlaufen (JAY, 1965; VOGEL, 1976), betonte POIRIER (1970 b), daß "...male Nilgiri langurs regularly sought conditions for displaying against adult males of other troops". Dienen die Distanzlaute bei *Presbytis entellus* in erster Linie der "Standortmarkierung" (VOGEL, 1976), so hat sich bei *Presbytis johnii* daraus, unter Einbeziehung weiterer akustischer und motorischer Komponenten ein komplex strukturiertes Verhaltensritual entwickelt. Der regelmäßige

Austausch weithin vernehmbarer Ruffolgen dürfte die effektivste Methode darstellen, die großen Reviere von Presbytis johnii gegen Nachbargruppen oder andere potentielle Konkurrenten zu sichern. Die Kombination von Distanzruf (whoop), Warnlaut (harsh bark) und Drohgesten (Bell-Laute, Imponiersprünge, Präsentieren) verdeutlicht den Kommentkampfcharakter dieser Vokalisationen. Darüberhinaus ist daran zu denken, daß die regelmäßigen Rufduelle benachbarter Gruppen als Indikator für die physische Konstitution der jeweiligen Gruppenführer fungieren. Die Reaktionen der Gruppenführer auf die beginnende Rufaktivität jüngerer Männchen deuten auf eine spezifische Funktion dieser Laute für die Stabilisierung von Größe und Zusammensetzung der sozialen Verbände hin.

Generell kann jedoch gesagt werden, daß trotz einer gewissen Disparität auf struktureller Ebene die phonetischen Merkmale der vokalen Kommunikation beider Langurenarten größere Übereinstimmung aufwiesen als im Falle der untersuchten Arten der Gattung Macaca. Einen markanten Kontrast zu den an der anderen Artengruppe gewonnenen Ergebnisse bildeten die bei beiden Langurenarten nahezu identisch ausgeprägten intraspezifischen Geschlechtsunterschiede im vokalen Verhalten. Besonders auffällig war die große Anzahl Männchen-spezifischer Laute, die bei beiden Arten mehr als 25% des Gesamtrepertoires betrug.

Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) verfügen über einen Laut (chuck), der bisher nur von erwachsenen Weibchen gehört wurde. JÜRGENS (1982) konnte diesen Laut durch elektrische Hirnreizung auch bei männlichen Tieren auslösen. GEISSMAN (1983) berichtete

über ein Gibbonweibchen (*Hylobates pileatus*), welches kurz nach seiner Vergesellschaftung mit einem fremden Männchen die männchen-spezifischen Gesangsstrophen äußerte.

Adulte Weibchen und juvenile Tiere der beiden untersuchten Langurenarten äußern bei Begegnungen mit Beutegreifern tonale stark frequenzmodulierte Warnlaute, die im Feld nur schwer lokalisierbar sind, zudem verbergen sich diese Tiere in entsprechenden Situationen und stellen alle motorischen Aktivitäten ein. Mit eintretender Geschlechtsreife verschwindet dieser Laut aus dem Repertoire der Männchen und wird durch den völlig anders strukturierten 'harsh bark' ersetzt. Dabei handelt es sich um geräuschhafte, amplitudenstarke Laute mit einem breiten Frequenzspektrum, also Signale, die auch auf größere Entfernung hin gut zu orten sind (WHITEHEAD, 1987). Rufende Männchen besetzen oft besonders exponierte Geländepunkte (hohe Felsen, Baumwipfel, herausragende Äste) und fokussieren damit zusätzlich die Aufmerksamkeit potentieller Beutegreifer.

Fast alle männchen-spezifischen Laute beider Langurenarten wurden im Zusammenhang mit Gruppenbegegnungen und/oder bei Interaktionen zwischen gleichaltrigen Geschlechtsgenossen geäußert. Diese Laute dienen demnach der Steuerung von Interaktionen, an denen sich Weibchen nur gering oder gar nicht beteiligen. Adoleszente Nilgiri Languren Männchen werden aus der Gruppe verdrängt, sobald sie mit der Distanzlautvokalisation beginnen. Leben diese Tiere in eingeschlechtlichen Männchenverbänden, dann hören sie auf, Distanzlaute zu äußern, verhalten sich also wie Weibchen.

Diese Beispiele machen deutlich, daß die geschlechtsspezifischen Merkmale im Lautrepertoire nicht als starre Muster vorliegen, sondern sich im Verlauf der Ontogenese, entsprechend der artspezifischen Rollendifferenzierung im sozialen Bereich, entwickeln. Mit Sicherheit spielen bei der Ausprägung solcher Merkmale auch Geschlechtsunterschiede im anatomisch/morphologischen Bereich eine Rolle. So sind die verlängerten Canini der Languren Männer essentielle Voraussetzung für das lautstarke 'teeth grinding', der Laryngealsack der männlichen Grauen Languren wirkt als Resonanzkörper und Verstärker niedriger Frequenzen.

Angeichts der auffälligen Geschlechtsunterschiede beider Langurenarten stellt sich die Frage, welche Faktoren für die intraspezifische Divergenz im Vokalverhalten verantwortlich sind. Am Beispiel der Warnlaute der Languren läßt sich am ehesten zeigen, welchen Selektionswert die unterschiedlichen Strukturmuster vermutlich besitzen. Die 'harsh barks' fokussieren die Aufmerksamkeit des Beutegreifers auf das verteidigungsbereite Männchen, lenken also von der Gruppe ab und reduzieren so das Risiko anderer Gruppenmitglieder. Hinweise darauf, daß Languren Männer durchaus bereit sind, potentielle Beutegreifer zu attackieren, enthält ein Bericht von YOSHIBA (1968). Die weittragenden Rufe informieren Nachbargruppen und lösen in der Regel bei diesen ebenfalls Warnlautvokalisationen aus. Obwohl quantifizierbare Daten aus dem Feld fehlen, kann mit großer Wahrscheinlichkeit davon ausgegangen werden, daß ein derartiges Verhalten den Jagderfolg eines Raubtieres in dem jeweiligen Gebiet drastisch verringert und dieses in ein weiter entferntes Areal überwechselt (TENAZA & TILSON, 1977; KLUMP & SHALTER, 1984).

Wie mehrmals erwähnt, äußern erwachsene männliche Nilgiri Languren nur dann Distanzlaute, wenn sie in gemischtgeschlechtlichen Gruppen leben. Gelingt es dem Männchen mit Hilfe dieser akustischen Signale, konkurrierende Artgenossen von der eigenen Gruppe fernzuhalten, so sichert es sich und der Gruppe wichtige Nahrungsressourcen. Sollte, wie im Falle von *Colobus guereza*, der Fortpflanzungserfolg invers mit der Anzahl erwachsener Männchen pro Gruppe korrelieren, so würden Signale, die der Aufrechterhaltung einer konstanten Gruppenstruktur dienen, einen weiteren Selektionsvorteil bedeuten.

Diese Beispiele zeigen, daß die geschlechtsspezifischen Laute männlicher Tiere der Inter-Gruppen-Kommunikation sowie dem Schutz der Gruppe vor Raubtieren dienen. Im Falle der Warnlaute deutet sich ein echter Selektionsvorteil an. Warum sich erwachsene Weibchen der hier beobachteten Gruppen nicht an der Intergruppenkommunikation beteiligen, bedarf jedoch weiterer Untersuchungen.

Wie bei *Macaca*, so fanden sich auch bei den beiden Langurenarten deutliche altersabhängige Unterschiede im vokalen Verhalten. Im Gegensatz zu den beiden Makakenarten nahm bei den Languren jedoch die Anzahl der unterschiedlichen Laute mit zunehmendem Alter zu, d.h. das Repertoire vergrößerte sich. Zwar äußerten die Kinder die höchste Gesamtvokalisationsrate aller Fokustierklassen, beschränkten sich dabei jedoch auf wenige Lauttypen, wobei es sich dabei im wesentlichen um tonale Kontakt- und Schreilaute handelte.

Bereits in der Einleitung wurde auf die hohe Beteiligung verschiedener Weibchen bei der Betreuung der Langurenkinder hingewiesen. Ausgehend von ihren Beobachtungen an den Grauen Languren Ceylons berichtete JAY (1965): "As many as eight females may hold the infant during the first day of life, and it may be carried as far as 50 feet from the mother". Der häufige Infant-transfer sowie die schon früh einsetzende Trennung von der Mutter dürften wesentliche Gründe für das monotone Vokalverhalten der Tiere dieser Altersklasse sein. Während bei den Infantes von *Macaca fascicularis* (ANGST, 1974), *M. arctoides* (CHEVALIER-SKOLNIKOFF, 1974) und *Cercopithecus aethiops* (STRUHSAKER, 1967) viele der mimischen Ausdrucksbewegungen noch unterentwickelt sind oder unspezifisch eingesetzt werden, dominieren bei älteren Tieren dieser Arten visuelle Kommunikationsmuster. Im Vergleich dazu "ist die Mimik der Languren weniger differenziert und wirkt starrer" (VOGEL, 1976). Sollte es gelingen, diese Hinweise durch quantitative Analysen zu bestätigen, so wäre damit wohl eine der wichtigsten Determinanten für die intergenerischen Unterschiede altersabhängiger Merkmale im vokalen Verhalten von *Macaca* und *Presbytis* gefunden.

Makakenmütter sind in der Regel außerordentlich protektiv und wachen streng über die ersten selbstständigen sozialen Kontakte ihrer Kinder. Die Methoden der Entwöhnung lassen je nach Art graduelle Unterschiede erkennen, diese findet jedoch erst statt, wenn das Kind bereits von sich aus soziale Kontakte zu anderen Gruppenmitgliedern aufgebaut hat (ROSENBLUM & KAUFMAN, 1967).

Aus der sicheren, durch Clanzugehörigkeit und maternalem Protektionismus stabilisierten Position heraus unterhält das heranwachsende Tier eine Vielzahl sozialer Kontakte zu anderen Mitgliedern der Gruppe.

Im Gegensatz dazu beginnt bei beiden untersuchten Langurenarten die Trennung zwischen Mutter und Kind bereits am ersten Lebenstag. Bei den Beobachtungen der Grauen Languren der hier vorliegenden Untersuchung überraschte immer wieder die achtlose, ja oft aversive Behandlungsweise, die Weibchen den Kindern zuteil werden ließen. Nach den Beobachtungen einer anderen Langurenpopulation berichtete LOCH (1986): "Treatment of the infants (by all females, including mothers) varies from - in human terms - solicitous to very rough (not to say sometimes life threatening) behaviour, so, question arises, whether langurs may apply a different standard of what serves education".

Wie diese Beispiele zeigen, wachsen Makakenkinder unter völlig anderen sozialen Bedingungen auf als die Infantes der Languren. Daß sich daraus entscheidende Konsequenzen hinsichtlich der durch soziale, emotionale sowie räumliche Faktoren determinierten Systemlage des Senders (TEMBROCK, 1975) ergeben, kann mit Sicherheit angenommen werden.

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß strukturelle und quantitative Merkmale im vokalen Verhalten beider Langurenarten ein hohes Maß an Übereinstimmung aufweisen. Auch im Hinblick auf die altersabhängigen Merkmale zeigten beide Arten eine außerordentlich hohe Konkordanz. Zu den prägnantesten Merkmalen der Languren gehörten ausgeprägte Geschlechtsunterschiede phonetischer

und interaktiver Komponenten, deren Qualität und Dimension bei beiden Arten jedoch nahezu identisch waren. Territoriale Lebensweise sowie die Entwicklung verbesserter Strategien zum Schutz vor terrestrischen Beutegreifern dürften eine wesentliche Rolle bei der intraspezifischen, geschlechtsabhängigen Divergenz im vokalen Verhalten spielen.

5.3 Phylogenetische Entwicklungstendenzen der vokalen

Kommunikationssysteme subhumaner Primaten:

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, mit Hilfe von qualitativen und quantitativen Methoden die vokalen Kommunikationssysteme verschiedener Primatenarten zu beschreiben und festzustellen, welche Faktoren für die Ausbildung der beobachteten Merkmale verantwortlich sind.

In dem eingangs konstruierten Modell wurde postuliert, daß die vier untersuchten Arten, unabhängig von ihrer systematischen Stellung, verschiedene phylogenetische Entwicklungsstufen repräsentieren. Bei den semi-terrestrischen Arten *Macaca radiata* und *Presbytis entellus* handelte es sich um einen ökologisch und sozial sehr flexiblen, anpassungsfähigen Primatentypus, der zur Bildung mitgliederstarker Viel-♂-Gruppen neigt. *Macaca silenus* und *Presbytis johnii* repräsentierten hingegen arboreale Regenwaldbewohner, die in wenige Mitglieder zählenden Ein-♂-Gruppen organisiert sind und deren eng begrenztes Verbreitungsgebiet auf eine große Abhängigkeit an einen spezifischen Lebensraum hindeutet.

Ausgehend von dieser Modellvorstellung soll abschließend geprüft werden, ob, und wenn ja, welche Hinweise sich aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit für die stammesgeschichtliche Entwicklung der vokalen Kommunikationssysteme catarrhiner Primaten ableiten lassen.

Weder Tonbandgerät noch Klangspektrograph waren nötig, um die phonetischen Unterschiede der Laute von *Macaca* und *Presbytis* festzustellen und bereits die qualitativen Analysen wiesen auf Differenzen hinsichtlich der Ausprägung geschlechtsspezifischer Merkmale bei der vokalen Kommunikation von *Macaca* einerseits und *Presbytis* andererseits hin. Beschränkte sich bei beiden Makakenarten die Anzahl geschlechtsspezifischer Vokalisationen auf wenige Lauttypen, so verfügten die erwachsenen Languren Männchen über eine große Anzahl von Lauten, welche von den Tieren der anderen Alters- und Geschlechtsgruppen niemals zu hören waren. Auch hinsichtlich der altersabhängigen Merkmale stimmten die beiden Artengruppen *Macaca* und *Presbytis* nicht überein: Verringerte sich bei *Macaca* die Diversität im vokalen Verhalten mit zunehmendem Alter, so verlief bei *Presbytis* die Entwicklung altersabhängiger Merkmale in entgegengesetzte Richtung.

Die an Hybridformen verschiedener Primatenarten gewonnenen Ergebnisse weisen eindeutig auf ein genetisch fixiertes Grundkonzept für die Ausprägung der Strukturmerkmale akustischer Signale hin. Das hohe Maß an intragenerischer Übereinstimmung und die markanten Unterschiede zwischen *Macaca* und *Presbytis* im strukturellen Bereich ergeben sich damit aus den entsprechenden Verwandtschaftsverhältnissen.

Aus dem Gesagten wird deutlich, daß die Struktur der Laute und das vokale Verhalten einem genetisch determinierten Grundkonzept folgen. Die Untersuchungen von VOGEL (1975 a) zeigen hingegen, daß sich vergleichbare soziale Organisationsformen bei verschiedenen Primatentaxa entwickelt haben. Eine Kausalbeziehung zwischen akustischem Kommunikationssystem und sozialer Organisation wie sie von verschiedenen Autoren (z.B. MARLER & TENAZA, 1977) vermutet wurde, läßt sich anhand der Ergebnisse dieser Untersuchung nicht bestätigen.

Nilgiri Languren (*Presbytis johnii*) und Bartaffen (*Macaca silenus*) äußern 'loud calls', die hinsichtlich der Struktur der Einzelrufe (zweisilbige Mischlaute) sowie der zeitlichen Organisation der Phrasen große Ähnlichkeit aufweisen (HERZOG & HOHMANN, 1984). Den Feldbeobachtungen zufolge dienen diese bei *Presbytis johnii* vermutlich der Stabilisierung der räumlichen Distanzen zwischen benachbarten Gruppen (Inter-Gruppen-Kommunikation), bei *Macaca silenus* hingegen der Verständigung und Distanzverringering zwischen Gruppenmitgliedern (Intra-Gruppen-Kommunikation). Bei Schimpansen (*Pan troglodytes*) signalisieren vergleichbar strukturierte Laute die Entdeckung einer besonders reichen Nahrungsquelle und locken andere Gruppenmitglieder oder Clans an (MARLER & TENAZA, 1977). Die 'whoop gobbles' von Mangaben (*Cercocebus* sp.) bewirken Distanzvergrößerung zwischen benachbarten Gruppen (WASER & WASER, 1977).

Zu den charakteristischen Merkmalen all dieser Rufe gehören neben dem hohen Schalldruck sowie hoher Energiekonzentration im niederfrequenten Bereich zeitlich stereotype Wiederholung der

Einzelrufe und spezifische cirkadiane Rhythmik der Rufaktivität (GAUTIER & GAUTIER, 1977; WASER, 1982). WILEY & RICHARD, (1977); MARTEN et al (1977) und RICHARD & WILEY, (1980) konnten in Feldexperimenten nachweisen, daß diese Besonderheiten bei der akustischen Kommunikation in vegetationsreichen Habitaten mit hohem Hintergrundrauschen eine Vergrößerung der Reichweite der Rufe bewirken sowie die Lokalisierbarkeit des Senders durch Artgenossen verbessern.

Demnach haben die habitatspezifischen Bedingungen zur Übertragung akustischer Signale über große Distanzen, unabhängig von deren Bedeutung im sozialen Kontext, zu einer konvergenten Entwicklung der 'loud calls' von *Macaca silenus* und *Presbytis johnii* geführt. Vergleiche der Ergebnisse von Freilandbeobachtungen afrikanischer Colobusaffen (*Colobus guereza*) ergaben markante populationsspezifische Unterschiede im Territorialverhalten: Gruppen, die große Reviere bewohnten, äußerten häufiger Distanzrufe und zeigten häufiger agonistisches Territorialverhalten als solche, die in dichtbesiedelten Habitaten und kleinen Revieren lebten (DUNBAR, 1987). DUNBAR äußerte die Vermutung: "When boundaries are stable and the perimeters small,...groups know where their mutual boundaries are, and there is less need either to patrol them or to defend them in any active way because transgressions are likely to be rare". Vergleichbare populationsspezifische Unterschiede wurden bei Präriehunden beobachtet (KING, 1955). Die primäre Ursache für die Entwicklung komplex strukturierter Distanzrufe dürfte daher in der räumlichen Verteilung der Gruppen oder (wie im Falle von *Macaca silenus* und *Pan troglodytes*) Subgruppen (Clans) zu sehen sein.

Beginnen jungerwachsene Nilgiri Languren mit der Distanzlautvokalisation, dann äußern sie Einzellaute oder kurze, unregelmäßige Lautfolgen, die denen von *Presbytis entellus* sehr ähnlich sind. Erst nach mehreren Monaten entwickeln sie die aus 15 bis 20 Einzellauten bestehenden, rhythmischen Phrasen, und noch länger dauert es, bis Distanzlaute mit anderen Lauttypen kombiniert werden. Geht man davon aus, daß die Ontogenese der Distanzrufe Rückschlüsse auf die phylogenetische Entwicklung dieser Laute zuläßt, dann wären die Distanzrufe von *Presbytis entellus* als die phylogenetisch ältere Form anzusehen.

Die markanten Strukturunterschiede der Warnlaute der beiden hier untersuchten Makakenarten wurden bereits ausführlich diskutiert. Die auffällige Konkordanz der Warnlautstruktur innerhalb der vier verschiedenen Makakentaxa sowie die Tatsache, daß die beiden hier untersuchten Arten im Überlappungsbereich ihres Verbreitungsgebietes einem vergleichbaren Raubfeinddruck ausgesetzt sind, deuten darauf hin, daß es sich dabei um ein phylogenetisch sehr altes Merkmal handelt, welches aufgrund einer isolierten Entwicklung der vier Artengruppen *silenus*, *arctoides*, *sinica* und *fascicularis* erhalten geblieben ist. EUDEY (1980) vermutet, daß die beiden erstgenannten Gruppen (*silenus*, *arctoides*) die geographische Radiation dieser Primatengruppe einleiteten und dabei optimale, vegetationsreiche Habitate besetzten, während die beiden nachfolgenden Gruppen (*sinica*, *fascicularis*) größtenteils auf Gebiete mit Sekundärvegetation und offene Savannenlandschaften angewiesen waren. CALDECOTT (1986 a) hält dagegen unterschiedliche Strategien beim Nahrungserwerb für die

primäre Ursache der unterschiedlichen ökologischen Einnieschung der verschiedenen Makakentaxa. Die differenzierte Entwicklung der Alarmlaute der rezenten Arten könnte demnach auf ein Anwachsen terrestrischer Aktivitäten und eine damit verbundene stärkere Bedrohung durch bodenlebende Raubtiere bei den Vorläufern der zuletzt genannten Gruppen zurückzuführen sein.

Auch auf die Strukturunterschiede der Alarmlaute der Languren-männchen wurde schon mehrfach hingewiesen. Handelte es sich bei den 'harsh barks' von *Presbytis johnii* stets um einsilbige Exhalationslaute, so zeigten diejenigen der anderen Art ein breiteres Variationsspektrum: Wildernde Haushunde oder Rothunde (*Canis alpinus*) evozierten in der Regel einsilbige Exhalationslaute, im Falle von Leoparden oder Tigern hingegen waren immer mehrsilbige Ruffolgen zu hören.

Grüne Meerkatzen äußern, je nach Art des Raubfeindes (Raubvogel, Leopard, Schlange), unterschiedlich strukturierte Alarmlaute (STRUHSAKER, 1967). Mit Hilfe von Playback-Experimenten gelang SEYFARTH et al (1980) der Nachweis, daß je nach Lautstruktur die motorische Reaktion der Gruppenmitglieder variiert, die akustischen Signale demnach Informationen über die Art des Beutegreifers beinhalten. Auch bei einer Art wie *Presbytis entellus*, die verschiedenste Habitate bewohnt und dadurch mit einem variablen Gefahrenpotential konfrontiert ist, kann durchaus mit einer gewissen Flexibilität bezüglich der Reaktion auf unterschiedliche Raubfeindkategorien gerechnet werden.

Die beiden oben genannten Beispiele zeigen, daß einzelne Laute bei verschiedenen Primatenarten, unabhängig von deren phylogenetischer Verwandtschaft, der Organisationsform der Sozialverbände

und anderen Aspekten des Sozialverhaltens eine vergleichbare Entwicklung erfahren haben. Im Falle der Warnlaute dürfte die Anpassung an eine semi-terrestrische Lebensweise und der damit einhergehende höhere Druck durch bodenlebende Raubfeinde eine entscheidende Rolle gespielt haben.

Eine der wichtigsten Voraussetzungen für evolutive Veränderungen im Kommunikationssystem besteht in der Strukturvariabilität der Signale (ALTMANN, 1967; WINTER, 1969 a). Geht man weiterhin davon aus, daß eine Art über ein begrenztes, genetisch fixiertes Lautrepertoire verfügt, dann wäre die Entwicklung kontextspezifischer Strukturvarianten eine effektive Möglichkeit, das vorhandene Potential kommunikativer Signale zu erweitern (SUTTON, 1979).

Wie der Vergleich beider Makakenarten ergab, zeichnet sich die phylogenetisch jüngere Art *Macaca radiata* durch ein umfangreicheres Lautrepertoire sowie häufigere Strukturvariationen aus. Die strukturellen Merkmale der für die Art *Macaca radiata* exklusiven Lauttypen lassen vermuten, daß es sich hierbei um Abkömmlinge von Lauttypen handelt, die auch im Repertoire der Art *M. silenus* vorhanden sind.

Am Beispiel der geräuschhaften Knurr-laute (rattles) von *Macaca radiata* konnte gezeigt werden, daß subtile Strukturvariationen einen gravierenden Funktionswechsel vom agonistischen Drohlaut zum affinen Kontaktlaut bewirken können. Bei *Macaca silenus* wurden vergleichbar strukturierte Laute ausschließlich im Zusammenhang mit agonistischen Interaktionen geäußert.

Über kontextabhängige Strukturvarianten der tonalen Kontaktlaute wurde bereits berichtet. Vergleiche der Daten von *Macaca radiata* mit denen von *M. fuscata* ergaben Unterschiede hinsichtlich der Struktur und Kontextabhängigkeit der verschiedenen Lautvarianten (GREEN, 1975; HOHMANN, in Vorbereitung b). So äußerten beispielsweise Jugendliche oder rangniedere Rotgesichtsmakaken bei Begegnungen mit Ranghohen eine Kontaktlautvariante, die bei Hutaffen im gleichen Kontext, hier aber von ranghohen gegen subordinante Tiere gerichtet war. Östrische Rotgesichtsmakakenweibchen verfügen über eine Kontaktlautvariante, die von *Macaca radiata* nie zu hören war. Nach GREEN (1975) handelt es sich bei diesem Laut um ein Signal zur Distanzverringern und Kontaktnahme zwischen dem paarungsbereiten Weibchen und einem erwachsenen Männchen. Da die Bildung derartiger 'consortships' bei *Macaca radiata* nie beobachtet wurde, könnte sich das Fehlen der entsprechenden Lautvariante im Repertoire von *Macaca radiata* aus den Unterschieden im Fortpflanzungsverhalten ergeben.

Die Unterschiede im Verhalten beider Makakenarten bei Begegnungen zwischen benachbarten Gruppen sowie die möglichen Gründe hierfür wurden bereits ausführlich diskutiert. Wie berichtet, äußern Hutaffen in solchen Situationen einen Laut ('vibrato growl'), der dem einfachen Grollen sehr ähnlich ist. Sollte sich der Hinweis bestätigen, daß durch diese Art der Vokalisation Inter-Gruppenbegegnungen gesteuert und aggressive Auseinandersetzungen vermieden werden können, würde dies eine funktionale Erklärung für die Existenz dieser Lautvariante im Repertoire von *Macaca radiata* liefern.

Die beschriebenen Differenzen im Lautrepertoire beider Makakenarten dürften sich daher zum überwiegenden Teil aus Unterschieden im sozialen Verhalten erklären. Weiterhin wurde vermutet, daß der simultane Einsatz akustischer und visueller Signale bei der Ausbildung von Strukturvarianten eine wichtige Rolle spielt (WINTER, 1969 a; GREEN, 1975).

Erst durch das gleichzeitige Auftreten von 'contact rattle' und Augengruß war es möglich, dieses Lautmuster zu identifizieren und von den sehr ähnlich strukturierten 'threat rattles' zu unterscheiden. Da beide der hier untersuchten Makakenarten im gleichen Biotop vorkommen, dürfte die im Vergleich zu *Macaca silenus* stärkere Gruppenkohäsion von *Macaca radiata* den Schlüssel zum Verständnis der Differenzierung der akustischen Kommunikationssysteme beider Arten liefern.

Eine vergleichbare Tendenz zur Ausbildung kontextabhängiger Strukturvariationen deutete sich bei den Grunzlauten (grunt bark) der Languren an, fehlt jedoch offensichtlich bei den äquivalenten Lauten (cough bark) der anderen Art. Bei Letzteren handelt es sich um amplitudenstarke, geräuschhafte Exhalationslaute, die auch noch in großer Entfernung gut hörbar sind. Diese akustischen Eigenschaften sowie die Verhaltensbeobachtungen im Freiland deuten darauf hin, daß dieser Laut eine wichtige Funktion bei der Intergruppenkommunikation spielt, während die Reichweite der Grunzlaute von *Presbytis entellus* auf mittlere Distanzen beschränkt ist und der Verständigung zwischen Gruppenmitgliedern dient. WILEY (1983) vermutet, daß die unterschiedliche Anzahl akustischer Signale im Repertoire von Webervögeln von der Art des Biotops, dem Vorkommen weiterer sympatrischer Arten

sowie der habitatspezifischen Populationsdichte abhängt: "In those species with dense populations in habitats occupied by few other passerines...individuals have large repertoires of song patterns...In comparison, individuals of those species with sparser populations in habitats with diverse avifaunas...have relatively small repertoires. In this case, the greater distance between territorial neighbours and the presence of additional species tend to make communication noisier".

Die Variabilität bei der akustischen Kommunikation kann sich in der Flexibilität der Strukturmerkmale bestimmter Laute oder Lautgruppen zeigen, kann aber auch durch alters- und/oder geschlechtsspezifische Unterschiede im Lautverhalten zum Ausdruck kommen.

Die erwachsenen Weibchen von *Macaca silenus* äußern während der Paarung geräuschhafte, aus mehreren bellähnlichen Lauten bestehende Phrasen, die sich deutlich von den in gleichem Kontext geäußerten Lauten der Männchen unterscheiden. Vergleichbare Laute waren auch von den Weibchen der Art *Macaca radiata* zu hören, wurden aber im Vergleich zur anderen Art nur sehr selten geäußert. Die gleichen Laute werden von sich paarenden Rotgesichtsmakaken (*Macaca fuscata*) vokalisiert, im Gegensatz zu den beiden hier untersuchten Arten äußern bei diesen jedoch Männchen und Weibchen die gleichen Laute (GREEN, 1981). Obwohl genaue Untersuchungen zur Funktion der in dieser Arbeit als 'Weibchen'-Kopulationslaute beschriebenen Rufe noch ausstehen, ist zu vermuten, daß diese sowohl der Partnerbindung als auch der Abweisung potentieller Konkurrenten dienen.

Wie berichtet, waren Distanzlaute und das agonistische Zähneknirschen (teeth grinding) bei den hier untersuchten Grauen Languren ausschließlich von erwachsenen Männchen zu hören. Nach SOMMER und BORRIES (persönl. Mitteilung) waren beide Laute in einer nordindischen Population (Jodhpur) auch von erwachsenen Weibchen zu hören, die in gemischtgeschlechtlichen Ein-♂-Gruppen lebten.

Rotgesichtsmakaken leben in Viel-♂-Gruppen, sind 'multiple mounter' und konkurrieren mit gruppenfremden Männchen, die sich während der kurzen Paarungssaison dem Verband anschließen, um die östrischen Weibchen (GREEN, 1981). In den Ein-♂-Gruppen von *Macaca silenus* (ebenfalls multiple mounter) rivalisieren die östrischen Weibchen um das erwachsene Männchen. Bei *Macaca radiata* (single mounter) fehlt dieses Konkurrenzverhalten weitgehend, die erwachsenen Männchen kooperieren und Weibchen wechseln mitunter mehrmals am Tag den Partner. Art und Häufigkeit der betreffenden Vokalisation (♀-copulation call) stellen demnach eine Anpassung an das artspezifische Fortpflanzungsverhalten (single versus multiple mounting) sowie die soziale Organisationsform und intra-sexuelle Konkurrenz um paarungsbereite Partner dar.

Welche Faktoren für die genannten populationsspezifischen Unterschiede im vokalen Verhalten der Weibchen von *Presbytis entellus* verantwortlich sind, ist unklar. Freilandexperimente, bei denen Artgenossen unterschiedlicher Populationen ausgetauscht werden, könnten Auskunft über die Funktion und Flexibilität dieser Merkmale geben.

Wie im letzten Kapitel gezeigt wurde, deuten sich auf verschiedenen Ebenen konvergente Entwicklungen im vokalen Kommunikationssystem subhumaner Primaten an. Diese betreffen jedoch in keinem Fall das gesamte Repertoire einer Art, sondern sind auf bestimmte Laute oder Lautgruppen beschränkt, welche einem besonders starken Selektionsdruck (Bedrohung durch Raubtiere, intra-sexuelle Konkurrenz bei der Fortpflanzung, Kommunikation über große Distanzen) unterliegen. Bei der Suche nach Antworten auf die Frage, welche Veränderungen sich bei der stammesgeschichtlichen Entwicklung akustischer Kommunikationssysteme subhumaner Primaten ergeben haben, waren wir notgedrungen auf Fallbeispiele und Einzelbeobachtungen angewiesen. Diese lassen zwar noch keine kausalen Schlüsse zu, aber sie zeigen deutlich die Breite des Spektrums für Variationen genetisch determinierter Verhaltensstrukturen und die sich daraus ergebenden Möglichkeiten zur Differenzierung der vokalen Kommunikationssysteme. Mit Hinweis auf die Schwierigkeiten bei der Rekonstruktion der phylogenetischen Entwicklung von Verhaltensweisen schrieb TINBERGEN (1962): "The speculative element here lies in the fact that we 'translate' differences between present-day species into changes in time. We argue that closely allied species must have descended from a common ancestor, and that their present differences are due to their having diverged in time".

Seit dem Beginn dieser Arbeit war klar, daß in dem zeitlich begrenzten Rahmen nur Fragmente der komplex strukturierten Kommunikationssysteme untersucht werden konnten. Weitere Detailstudien einzelner Verhaltensaspekte und Lautgruppen sind nötig,

um die differenzierte Entwicklung akustischer Signale und Verhaltensweisen besser zu verstehen. Erst wenn Vergleichsdaten verschiedener Arten unterschiedlicher Genera vorhanden sind, wird es möglich sein, den Verlauf der Evolution der vokalen Kommunikation der Primaten genauer als bisher zu skizzieren.

Zusammenfassung:

Während einer zweijährigen Feldstudie wurden Tonaufnahmen und Verhaltensbeobachtungen an freilebenden, in gemischtgeschlechtlichen Sozialverbänden organisierten sympatrischen Altweltaffenarten zweier Genera (*Macaca*, *Presbytis*) durchgeführt. Anhand dieses Materials wurden die strukturellen und demographischen Merkmale der vokalen Kommunikationssysteme der vier Arten untersucht und beschrieben. Strukturanalysen und Untersuchungen alters- und geschlechtsspezifischer Merkmale im Vokalverhalten ergaben ein hohes Maß an intragenerischer Übereinstimmung, wiesen jedoch gleichzeitig auf markante Unterschiede zwischen den Vertretern beider Gattungen hin. Bei beiden Makakenarten war die Anzahl geschlechtsspezifischer Laute gering. Die erwachsenen Männer beider Langurenarten verfügten dagegen über eine große Anzahl von Lauten, die von Tieren der anderen Alters- und Geschlechtsgruppen niemals zu hören waren. Deutliche Unterschiede zwischen beiden Artengruppen zeigten sich auch hinsichtlich der altersabhängigen Merkmale im vokalen Verhalten: Bei den beiden Makakenarten verringerte sich die Diversität im vokalen Verhalten mit zunehmendem Alter, bei den beiden Langurenarten nahm die Diversität bei älteren Tieren hingegen kontinuierlich zu.

Ein Vergleich der quantitativen Untersuchungen zur Vokalaktivität machte auffällige demographische Unterschiede im vokalen Verhalten beider Makakenarten deutlich: Konsistente Dominanz weiblicher Tiere und auffällige Disproportionalität bezüglich der Häufigkeitsverteilung der einzelnen Laute charakterisierten das Vokalverhalten von *Macaca silenus*, während für *M. radiata* geringe Geschlechtsunterschiede und relativ kohärente Häufigkeitsverteilungen kennzeichnend waren. Demgegenüber stimmten bei den beiden Langurenarten die alters- und geschlechtsspezifischen Unterschiede im vokalen Verhalten weitgehend überein.

Auf der Grundlage der Ergebnisse dieser Untersuchung sind folgende Aussagen möglich:

- 1) Deutliche Strukturunterschiede kontextäquivalenter Laute, eine auffällige Disparität bezüglich der Anzahl unterschiedlicher Laute sowie Differenzen alters- und geschlechtsspezifischer Merkmale im vokalen Verhalten von *Macaca silenus* und *M. radiata* weisen auf eine divergente Entwicklung der vokalen Kommunikationssysteme beider Arten hin.
- 2) Die hohe Konkordanz struktureller und demographischer Merkmale im vokalen Verhalten der beiden Langurenarten läßt auf eine parallele Entwicklung der Kommunikationssysteme schließen.
- 3) Das hohe Maß an Übereinstimmung der physikalischen Struktur der Laute der zur gleichen Gattung gehörenden Arten weist auf eine genetische Determination sowie verhältnismäßig hohe Invarianz dieser Merkmale hin.

- 4) Das vokale Verhalten (Häufigkeit und Art der Vokalisation) wird weniger durch die soziale Gruppenstruktur oder die Art des Lebensraumes als durch art- oder gattungsspezifisches Sozialverhalten bestimmt.
- 5) Verschiedene Laute oder Lautkategorien haben, unabhängig von der phylogenetischen Verwandtschaft, einen unterschiedlichen Grad der Differenzierung erfahren, wobei artspezifische Merkmale im interaktiven Bereich (Fortpflanzungsstrategie), die räumliche Verteilung der Gruppenmitglieder sowie die Beziehungen zwischen benachbarten Gruppen als determinierende Faktoren in Frage kommen.
- 6) Laute, die der Kommunikation über große Distanzen dienen, lassen unabhängig von ihrer spezifischen Funktion, eine konvergente Entwicklung erkennen.

Literatur:

- Albrecht, G.H.: The craniofacial morphology of the Sulawesi macaques. *Contrib. to Primatol.*; 13: 1-115 (1978).
- Ali, R.: The ecology and social behaviour of the Agastyamalai bonnet macaque (*Macaca radiata diluta*). Dissertation, University of Bristol (1981).
- Altmann, S.A.: The structure of primate social communication. In: Altmann, Social communication among primates, pp. 325-362 (University of Chicago Press, Chicago 1967).
- Andrew, R.J.: The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates; *Behaviour* 20: 1-109 (1963).
- Angst, W.: Das Ausdrucksverhalten des Javaneraffen, *Macaca fascicularis* Raffles. *Fortschritte der Verhaltensforschung* (Verlag Paul Paray, Berlin 1974).
- Angst, W.; Kummer, K.: Soziale Organisation von Pavian Gruppen. In: Kurth, Eibl-Eibesfeld, Hominisation und Verhalten, pp. 56-73 (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1975).
- Ankel, F.: Einführung in die Primatenkunde (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1970).
- Bertrande, M.: The behavioral repertoire of the stumptail macaque. In: Hofer, Schultz, Starck, *Bibliotheca primatol.*, 11 (Karger, Basel 1969).
- Brandt, E.M.; Irons, R.; Mitchell, G.: Paternalistic behavior in four species of macaques. *Brain behav. evol.* 3: 415-420 (1970).
- Brockelman, W.Y.: Preliminary report on relations between the gibbons *Hylobates lar* and *H.pileatus* in Thailand. In: Chivers, Joysey, *Recent advances in primatology Vol.3*, pp. 315-318 (Academic Press, London 1978).
- Brown, C.H.: Auditory localization and primate vocal behavior. In: Snowdon, Brown, Petersen, *Primate communication*, pp. 144-164 (Cambridge University Press, Cambridge 1982).
- Brown, C.H.; Waser, P.M.: Hearing and communication in blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Anim. Behav.* 32: 66-75 (1984).
- Burt, W.H.: Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J.Mammal.* 24: 346-352 (1943).

- Caldecott, J.O.: An ecological and behavioural study of the pig-tailed macaque. In: Szalay, Contributions to primatology, Vol.21 (Karger, Basel 1986 a).
- Caldecott, J.O.: Mating patterns, societies and the ecogeography of macaques. *Anim. Behav.* 34: 208-220 (1986 b).
- Chellam, R.: Langurs of Mundanthurai. *Blackbuck* 1: 20-26 (1985).
- Cherry, A.A.; Izard, M.K.; Simons, E.L.: Description of ultrasonic vocalizations of the mouse lemur (*Microcebus murinus*) and the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*). *Amer. J. Primatol.* 13: 181-185 (1987).
- Chevalier-Skolnikoff, S.: The ontogeny of communication in stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). In: Kuhn, Luckett, Noback, Schultz, Starck, Szalay, Contributions to Primatology, Vol.2, (Karger-Verlag, Basel 1974).
- Chivers, D.J.: The siamang and the gibbon in the Malay Peninsula. In: Sussman, Primate ecology: problem-oriented field studies, pp.285-321 (John Wiley & Sons, New York 1979).
- Cronin, J.E.; Cann, R.; Sarich, V.M.: Molecular evolution and systematics of the genus *Macaca*. In: Lindburg, The macaques: studies in ecology, behavior and evolution, pp.31-51 (Van Nostrand Reinhold, New York 1980).
- Crook, J.H.: The socio ecology of primates. In: Crook, Social behaviour in birds and mammals, pp. 103-166 (Academic Press, New York 1970).
- Delson, E.: Fossil macaques, phyletic relationships and a scenario of development. In: Lindburg, The macaques: studies in ecology, behavior and evolution, pp. 10-30 (Van Nostrand Reinhold, New York 1980).
- DeValois, R.L.; Jacobs, G.H.: Vision. In: Schrier, Stollnitz, Behavior of nonhuman primates, Vol.3, pp. 107-157 (Academic Press, New York 1971).
- DeValois, R.L.; Morgan, H.C.; Polson, M.C.; Mead, W.R.; Hull, E.M.: Psychophysical studies of monkey vision: 1. Macaque luminosity and color vision tests. *Vision Research* 14: 53-67 (1974).
- Dunbar, R.I.: Habitat quality, population dynamics, and group composition in colobus monkeys (*Colobus guereza*). *Int. J. Primatol.*, 8: 299-328 (1987).

- Eibl-Eibesfeldt, I.: Similarities and differences between cultures in expressive movements. In: Hinde, Non-verbal communication, pp. 297-314 (Cambridge University Press, Cambridge 1972).
- Eibl-Eibesfeldt, I.: Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung (Piper Verlag, München 1984).
- Eisenberg, J.F.: Communication mechanisms and social integration in the black spider monkey, *Ateles fusciceps robustus*, and related species (Smithsonian Institution Press, Washington 1976).
- Eisenberg, J.F.; Muckenhirn, N.A.; Rudran, R.: The relation between ecology and social structure in primates. *Science* 176: 863-874 (1972).
- Ekman, P.: About brows: emotional and conversational signals. In: Cranach, Foppa, Lepenies, Ploog, Human ethology, pp. 169-202 (Cambridge University Press, Cambridge, 1979).
- Epplé, G.: Communication by chemical signals. In: Mitchell, Erwin, Comparative Primate Biology 2A, pp. 531-580 (Alan R. Liss, New York 1986).
- Eudey, A.A.: Differentiation and dispersal of macaques in Asia. Dissertation, University of California, Davis (1979).
- Eudey, A.A.: Pleistocene glacial phenomena and the evolution of Asian macaques. In: Lindburg, The macaques: studies in ecology, behavior and evolution, pp. 52-83 (Van Nostrand Reinhold, New York 1980).
- Farrer, D.N.; Prim, M.A.: A preliminary report on auditory frequency threshold comparisons of humans and pre-adolescent chimpanzees. Technical report No.65-6, 6571st Aerodyn. Res. Lab., Holloman Air Force Base, New Mexico (1965).
- Fooden, J.: Taxonomy and evolution of liontail and pigtail macaques (Primates: Cercopithecidae). *Fieldiana: Zool.*, 67 (1975).
- Fooden, J.: Taxonomy and evolution of the sinica group of macaques: I. Species and subspecies accounts of *Macaca sinica*. *Primates* 20: 109-140 (1979).

- Fooden, J.: Taxonomy and evolution of the sinica group of macaques: II. Species and subspecies accounts of the Indian bonnet macaque, *Macaca radiata*. *Fieldiana: Zool.*, 9: 1-52 (1981).
- Fooden, J.; Quan, G.; Zongren, W.; Yingxiang, W.: The stump-tail macaques of China. *Amer. J. Primatol.* 8: 11-30 (1985).
- Fossey, D.: Vocalizations of the mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). *Anim. Behav.* 20: 36-53 (1972).
- Gautier, J.P.: Phylogeny and vocalization in guenons. Abstract, XIIth Congress of the IPS, Brasilia (1988).
- Gautier, J.P.; Gautier, A.: Communication in Old World monkeys. In: Sebeok, How animals communicate, pp. 890-964 (Indiana University Press, Bloomington 1977).
- Gautier, J.P.; Gautier-Hion, A.: Vocal communication within a group of monkeys: an analysis by biotelemetry. In: Snowdon, Brown, Petersen, Primate communication, pp. 5-29 (Cambridge University Press, Cambridge 1982).
- Geissmann, T.: Female capped gibbon (*Hylobates pileatus*) sings male song. *J. Human Evol.* 12: 667-671 (1983).
- Geissmann, T.: Inheritance of song parameters in the gibbon song, analysed in two hybrid gibbons (*Hylobates pileatus* x *H. lar*). *Folia primatol.* 42: 216-235 (1984).
- Glick, B.: Ontogenetic and psychobiological aspects of the mating activities of male *Macaca radiata*. In: Lindburg, The macaques: studies in ecology, behavior and evolution, pp. 345-369 (Van Nostrand Reinhold Comp., New York 1980).
- Goedeking, P.: Zur Kovariation von Lautstrukturvariabilitäten und sozialem Spiel bei Lisztaffen (*Saguinus oedipus oedipus*): Eine quantitative Untersuchung mit Hilfe rechnergesteuerter Lautanalysemethoden. Dissertation, Universität Bielefeld (1985).
- Gouzoules, S.; Gouzoules, H.; Marler, P.: Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: representational signalling in the recruitment of agonistic aid. *Anim. Behav.*, 32: 182-193 (1984).
- Green, S.: Variation of vocal pattern with social situation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*): a field study. In: Rosenblum, Primate Behaviour Vol.4, pp. 1-102 (Academic Press, New York 1975).

- Green, S.: Feeding, spacing, and movements as correlates of troop size in lion-tailed macaque. In: Chivers, Herbert, Recent advances in primatology, Vol.1 pp. 343-345 (Academic Press, London 1978).
- Green, S.: Sex-differences and age gradations in vocalizations of Japanese and lion-tailed monkeys (*Macaca fuscata* and *Macaca silenus*). *Amer.Zool.* 21: 165-183 (1981).
- Green, S.; Minkowski, K.: The lion-tailed monkey and its South-Indian rain forest habitat. In: Prince Rainier, Bourne, Primate conservation, pp. 289-337 (Academic Press, New York 1977).
- Groves, C.P.: Speciation in *Macaca*: the view from Sulawesi. In: Lindburg, The macaques: studies in ecology, behavior and evolution, pp.84-124 (Van Nostrand Reinhold Comp., New York 1980).
- Hall, K.R.; DeVore, I.: Baboon social behavior. In: DeVore, Primate behavior: field studies of monkeys and apes, pp. 53-110 (Holt Rinehart & Winston, New York 1965).
- Hansen, E.W.: Selective responding by recently separated juvenile rhesus monkeys to the calls of their mothers. *Develop. Psychobiol.* 9: 83-88 (1976).
- Harcourt, A.H.; Stewart, K.J.; Harcourt, D.E.: Vocalizations and social relationships of wild gorillas: a preliminary analysis. In: Taub, King, Current perspectives in primate social dynamics, pp. 346-356 (Van Nostrand Reinhold, New York 1986).
- Harre, R.; Reynolds, V.: The meaning of primate signals (Cambridge University Press, Cambridge 1984).
- Henwood, K.; Fabrick, A.: A quantitative analysis of the dawn chorus: Temporal selection for communicatory optimization. *Amer.Nat.* 114: 260-274 (1979).
- Heffner, H.; Ravizza, R.; Masterton, B.: Hearing in primitive mammals. *Journ. Audit. Res.* 9: 12-23 (1969).
- Herzog, M.: Ethometrische Untersuchungen zur Steuerung des Alarmverhaltens beim Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*). Dissertation, Ludwig Maximilians Universität München (1985).
- Herzog, M.O.; Hohmann, G.M.: Male loud calls in *Macaca silenus* and *Presbytis johnii*. *Folia primatol.* 43: 189-197 (1984)

- Hohmann, G.: Qualitative Untersuchungen zur vokalen Kommunikation bei *Macaca silenus* (L. 1758). Diplomarbeit, Ludwig Maximilians Universität München (1984).
- Hohmann, G.: New evidence for hybridization in *Presbytis johnii* and *Presbytis entellus*. J. Bomb. Nat. Hist. Soc., im Druck.
- Hohmann, G.; Herzog, M.: Die braunen Languren Südindiens. Z.Kölner Zoo 1: 37-41 (1985).
- Hohmann, G.M.; Herzog, M.O.: Vocal communication in liontailed macaques (*Macaca silenus*). Folia primatol. 45: 148-178 (1985).
- Hopf, S.: Sozialpsychologische Untersuchungen zur Verhaltensentwicklung des Totenkopffaffen. Dissertation, Universität Marburg (1972).
- Horwich, R.: The whooping display in Nilgiri langurs: an example of daily fluctuations superimposed on a serial trend. Primates 17: 419-431 (1976).
- Hill, W.O.; Booth, A.H.: Voice and larynx in African and Asiatic Colobidae. J. Bomb. Nat. Hist. Soc., 54: 309-321 (1957).
- Hinde, R.A.: Development of social behavior. In: Schrier, Stollnitz, Behavior of nonhuman primates, Vol.3, pp. 1-68 (Academic Press, New York 1971).
- Hinde, R.A.: Non-verbal communication. (Cambridge University Press, Cambridge 1972).
- Itani, J.: Vocal communication in the wild Japanese monkey. Primates, 4: 11-66 (1963).
- Jacobs, G.H.: Comparative color vision (Academic Press, New York 1981).
- Jay, P.: The common langur of North India. In: DeVore, Primate behavior: field studies of monkeys and apes, pp.197-249 (Holt, Rinehart & Winston, New York 1965).
- Johnson, J.M.: The status, ecology and behaviour of the liontailed macaque (*Macaca silenus*). J. Bomb. Nat. Hist. Soc. 75 (suppl.): 1017-1027 (1980).
- Jolly, A.: Die Entwicklung des Primatenverhaltens (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1975).
- Jürgens, U.: Vocalizations as an emotional indicator. A neuroethological study on squirrel monkeys. Behaviour 69: 88-117 (1979).

- Jürgens, U.: A neuroethological approach to the classification of vocalization in the squirrel monkey. In: Snowdon, Brown, Petersen, Primate communication, pp. 50-62 (Cambridge University Press, Cambridge 1982).
- Kaufmann, I.C.; Rosenblum, L.A.: A behavioral taxonomy for *Macaca nemestrina* and *Macaca radiata*: based on longitudinal observation of family groups in the laboratory. *Primates* 7: 206-258 (1966).
- Kaumanns, W.; Wilde, J.; Schwibbe, M.; Hindhal, J. Klensang, H.: Zur Haltung von Bartaaffen. *Z. Kölner Zoo* 3: 87-106 (1988).
- Kawabe, S.; Kawamura, S.: Development of an isolated infant of Japanese macaque (*Macaca fuscata fuscata*) under artificial conditions (I). *Physiology and Ecology*, I. 2. (1960).
- King, J.: Social behavior, social organization, and population dynamics in a black-tailed prairie dog town in the Black Hills of South Dakota. *Contr. from the Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.* 67 (1955).
- Klotz, M.: Zum Problem der bidirektionalen akustischen Kommunikation bei der Gattung *Macaca*. *Z. Psych.* 180/181: 283-310 (1973).
- Klump, G.M.; Shalter, M.D.: Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. *Z. Tierpsychol.* 66: 189-226 (1984).
- Koehler, O.: Thinking without words. *Proceedings of the XIV Int. Congr. Zool. Copenhagen*, pp.75-88 (1956).
- Kuhn, H.J.: Zur Kenntnis von Bau und Funktion des Magens der Schlankaffen. *Folia primatol.* 2: 193-221 (1964).
- Kumar, A.: The ecology and population dynamics of the lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) in South India. Dissertation, University of Cambridge (1987).
- Kumar, A.: Sexual harassment in *Macaca silenus*. Abstract, XIIth Congress of the IPS, Brasilia, (1988).
- Kumar, A.; Kurup, G.U.: Inter-troop interactions in the lion-tailed macaque, *Macaca silenus*. In: Heltne, The lion-tailed macaque: status and conservation, pp. 91-108 (Alan. R. Liss, New York 1985 a).

- Kumar, A.; Kurup, G.U.: Sexual behavior of the lion-tailed macaque, *Macaca silenus*. In: Heltne, The lion-tailed macaque: status and conservation, pp. 109-130 (Alan R. Liss, New York 1985 b).
- Kummer, H.: Two variations in the social organization of baboons. In: Jay, Primates: studies in adaptation and variability, pp. 293-312 (Holt Rinehart & Winston, New York 1968).
- Kummer, H.: Sozialverhalten der Primaten (Springer Verlag, Berlin 1975).
- Lancaster, J.B.: Primate communication systems and the emergence of human language. In: Jay, Primates: studies in adaptation and variability, pp.439-457 (Holt Rinehart & Winston, New York 1968).
- Lillehei, R.A.; Snowdon, C.T.: Individual and situational differences in the vocalizations of young stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). Behaviour 65: 270-281 (1978).
- Lindburg, D.G.: The rhesus monkey in North India: an ecological and behavioral study. In: Rosenblum, Primate Behavior, Vol.2, pp. 1-106, (Academic Press, New York 1971).
- Lindburg, D.G.: The macaques: studies in ecology, behavior and evolution (Van Nostrand Reinhold Comp., New York 1980).
- Lindburg, D.G.; Shideler, S.; Fitch, H.: Sexual behavior in relation to time of ovulation in the lion-tailed macaque. In: Heltne, The lion-tailed macaque: status and conservation, pp. 131-148 (Alan R. Liss, New York 1985).
- Loch, H.: The ontogeny of social behavior of infants in the first twelve weeks of life in a free ranging troop of langurs (*Presbytis entellus*) at Jodhpur/ India. Abstract, XIth Congress of the IPS, Göttingen (1986).
- Lorenz, K.: Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens. Z.Tierpsychol. 18: 139-187 (1961).
- Marler, P.: Über einige Eigenschaften tierlicher Rufe. J.Ornithol. 97: 220-227 (1956).
- Marler, P.: Vocalizations of East-African monkeys: I. Red colobus. Folia primatol. 13: 81-91 (1970)
- Marler, P.: Vocalizations of East-African monkeys: II. Black and white colobus. Behaviour 42: 175-197 (1972)

- Marler, P.: A comparison of vocalizations of red-tailed monkeys and blue monkeys, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis*, in Uganda. *Z. Tierpsychol.* 33: 223-247 (1973)
- Marler, P.; Tenaza, R.: Signalling behavior of apes with special reference to vocalization. In: Sebeok, How animals communicate, pp. 965-1033 (Indiana University Press, Bloomington 1977).
- Marten, K.; Quine, D.; Marler, P.: Sound transmission and its significance for animal vocalization: II Tropical forest habitats. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 291-302 (1977).
- Masataka, N.: Categorical responses to natural and synthesized alarm calls in Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *Primates* 24: 40-51 (1983).
- Masataka, N.: Development of vocal recognition of mothers in infant Japanese macaques. *Devel. Psychobiol.* 18: 107-114 (1984).
- Masataka, N.: Interspecific and intraspecific responses to some species-specific vocalizations in marmosets, tamarins, and Goeldi's monkeys. In: Taub, King, Current perspectives in primate social dynamics, pp. 368-377 (Van Nostrand and Reinhold, New York 1986).
- Masterton, B.; Heffner, H.; Ravizza, R.: The evolution of human hearing. *Journ. Acoust. Soc. Amer.* 45: 966-985 (1969).
- Maurus, M.; Szabolcs, J.: Kleinstsender für die Übertragung von Affenlauten. *Naturwissensch.* 5: 273-274 (1971).
- Maurus, M.; Ploog, D.: Categorization of social signals as derived from quantitative analyses of communication processes. In: Harré, Reynolds, The meaning of primate signals, pp. 226-238 (Cambridge University Press, Cambridge 1984).
- Maurus, M.; Kuehlhorn, B.; Wiesner, E.; Barclay, D.; Streit, K.M.: 'Dialogues' between squirrel monkeys. *Language & Communication* 5(3): 185-191 (1985).
- Melnick, D.J.; Kidd, K.K.: Genetic and evolutionary relationships among Asian macaques. *Int. J. Primatol.* 6: 123-160 (1985).

- Mitani, M.: Voiceprint identification and its application to sociological studies of wild Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*). *Primates* 27: 397-412 (1986).
- Mitchell, G.: Behavioral sex differences in nonhuman primates (Van Nostrand Reinhold Comp., New York 1979).
- Moore, J.; Ali, R.: Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Anim. Behav.* 32: 94-112 (1984).
- Napier, J.R.; Napier, P.H.: A handbook of living primates (Academic Press, London 1967).
- Newman, J.D.; Symmes, D.: Inheritance and experience in the acquisition of primate acoustic behavior. In: Snowdon, Brown, Petersen, *Primate communication*, pp. 259-278 (Cambridge University Press, Cambridge 1982).
- Nozawa, K.; Shotake, T.; Ohkura, Y.; Tanabe, Y.: Genetic variations within and between species of Asian macaques. *Jap. J. Genet.* 52: 15-30 (1977).
- Oller, K.: Emergence of the sounds of speech in infancy. In: Yeni-Komshian, Kavanagh, Ferguson, *Child Phonology*, Vol.I (Academic Press, New York 1980).
- Oppenheimer, J.R.: *Presbytis entellus*, the Hanuman langur. In: Prince Rainier, Bourne, *Primate conservation*, pp.469-512 (Academic Press, New York 1977).
- Oyama, T.; Furusaka, T.; Kito, T.: Color vision in men and animals. *Scientific American* 98-110 (1979).
- Poirier, F.E.: The Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) troop: its composition, structure, function and change. *Folia primatol.* 10: 20-47 (1969).
- Poirier, F.E.: The Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) of South India. In: Rosenblum, *Primate behavior: developments in field and laboratory research*, Vol.4 pp.251-383 (Academic Press, New York 1970 a).
- Poirier, F.: The communication matrix of the Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) of South India. *Folia primatol* 13: 92-136 (1970 b).
- Poirier, F.E.: A preliminary investigation on the ecology and status of the Taiwan macaque (*Macaca cyclopis*). unveröffentl. Bericht (1978).

- Prater, S.H.: The book of Indian animals (Bomb. Nat. Hist. Soc., Bombay 1971).
- Raemaekers, J.J.; Raemaekers, P.M.: Field playback of loud calls to gibbons (*Hylobates lar*): Territorial, sex-specific, and species-specific responses. *Animal Behav.* 33: 481-493 (1985).
- Rahaman, H.; Parthasarathy, M.D.: Studies on the social behaviour of bonnet monkeys. *Primates* 10: 149-162 (1969).
- Reite, M.; Short, R.: Behavior and physiology in young bonnet monkeys. *Devel. psychobiol.* 19: 567-579 (1986).
- Redican, W.K.: Facial expressions in nonhuman primates. In: Rosenblum, *Primate Behavior Vol.4*, pp. 104-194 (Academic Press New York 1975).
- Richards, D.G.; Wiley, R.H.: Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *Am. Nat.* 115: 381-399 (1980).
- Ripley, S.: Intertroop encounters among Ceylon Gray langurs (*Presbytis entellus*). In: Altmann, *Social communication among primates*, pp. 237-253 (University of Chicago Press, Chicago 1967).
- Robinson, J.G.: Vocal systems regulating within-group spacing. In: Snowdon, Brown, Petersen, *Primate communication*, pp. 94-116 (Cambridge University Press, Cambridge 1982).
- Robinson, J.G.: Syntactic structures in the vocalization of wedge-capped capuchin monkeys (*Cebus nigrivittatus olivaceus*); *Behaviour* 90: 46-79 (1984).
- Roonwal, M.L.; Mohnot, S.M.: *Primates of South Asia* (Harvard University Press, Cambridge 1977).
- Rosenblum, L.A.; Kaufman, I.C.: Laboratory observations of early mother-infant relations in pigtail and bonnet macaques. In: Altman, *Social communication among primates*, pp. 33-41 (University of Chicago Press, Chicago 1967).
- Rowell, T.E.: Agonistic noise of the Rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Symp. Zool. Soc. London* 8: 91-96 (1962).
- Rowell, T.E.: Female reproductive cycles and the behavior in baboons and Rhesus macaques. In: Altmann, *Social communication among primates*, pp. 15-32 (University of Chicago Press, Chicago 1967).

- Schultz, M.: The forelimb of the Colobinae. In: Swindler, Erwin, Comparative Primate Biology Vol.I, pp.559-669 (Alan R. Liss, New York 1986).
- Sebeok, T.A.: Zoosemiotic components of human communication. In: Sebeok, How animals communicate, pp. 1055-1077, (Indiana University Press, Bloomington 1977).
- Sekulic, R.: The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). Behaviour 81: 38-54 (1982).
- Seyfarth, R.M.; Cheney, D.L.; Marler, P.: Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. Anim. Behav. 28: 1070-1094 (1980).
- Shannon, C.E.; Weaver, W.: The mathematical theory of communication (University of Illinois Press, Urbana 1949).
- Silk, J.B.: Social mechanisms of population regulation in a captive group of bonnet macaques (*Macaca radiata*). Am. J. Primatol. 14: 111-124 (1988).
- Simonds, P.E.: The bonnet macaque in South India. In: DeVore, Primate Behaviour, pp.175-196 (Holt Rinehart & Winston, New York 1965).
- Singh, M.; Akram, N.; Pirta, R.S.: Evolution of demographic patterns in the bonnet monkey (*Macaca radiata*). In: Roonwaal, Mohnot, Rathore, Current primate researches, pp. 7-16 (University of Jodhpur, Jodhpur 1984).
- Snowdon, C.T.: Vocal communication. In: Mitchell, Erwin, Comparative primate biology, Vol.II (A), pp.495-530 (Alan R. Liss, New York 1986).
- Southwick, C. H.; Lindburg, D.G.: The primates of India: status, trends, and conservation. In: Benirschke, Primates: the road to self-sustaining populations, pp. 171-187 (Springer Verlag, New York 1986).
- Stebbins, W.C.: Hearing. In: Schrier, Stollnitz, Behavior of nonhuman primates, pp. 159-192 (Academic Press, New York 1971).
- Stebbins, W.C.; Green, S.; Miller, F.L.: Auditory sensitivity of the monkey. Science 153: 1646-1647 (1966).

- Struhsaker, T.T.: Auditory communication among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). In: Altmann, Social communication among primates, pp.281-324 (University of Chicago Press, Chicago 1967)
- Struhsaker, T.T.: The red colobus monkey (The University of Chicago Press, Chicago 1975).
- Sugiyama, Y.: Group composition, population density and some socioecological observations of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Primates* 5: 7-37 (1964).
- Sugiyama, Y.: Social organization of Hanuman langurs. In: Altmann, Social communication among primates, pp. 221-236, (Chicago University Press, Chicago 1967).
- Sugiyama, Y.: The ecology of the lion-tailed macaque (*Macaca silenus*). *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* 65: 283-293 (1968).
- Sugiyama, Y.: Characteristics of the social life of bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Primates* 12: 247-266 (1971).
- Susman, R.L.: Pygmy chimpanzees and common chimpanzees: models for the behavioral ecology of the earliest hominids. In: Kinzey, The evolution of human behavior: primate models, pp.72-86 (State University of New York Press, New York 1987).
- Sutton, D.: Mechanisms underlying vocal control in nonhuman primates. In: Steklis, Raleigh, Neurobiology of social communication in primates, pp. 45-67 (Academic Press, New York 1979).
- Tanaka, J.: Social structure of Nilgiri langurs. *Primates* 6: 107-122 (1965).
- Tembrock, G.: Biokommunikation Teil II (Akademie Verlag, Berlin 1971).
- Tembrock, G.: Die Erforschung des tierlichen Stimmausdrucks (Bioakustik). In: Trojan, Tembrock, Schendl, Biophonetik, pp.51-68 (Wissenschaftsverlag, Mannheim 1975).
- Tenaza, R.: Songs of hybrid gibbons (*Hylobates lar* x *H. muelleri*). *Am. J. Primatol.* 8: 249-253 (1985).
- Tenaza, R.; Tilson, R.: Evolution of long-distance alarm-calls in Kloss' gibbon. *Nature* 268: 233-235 (1977).
- Terborgh, J.: Five New World primates: A study in comparative ecology (Princeton University Press, Princeton 1983).

- Tinbergen, N.: Comparative studies of the gulls (Laridae); a progress report; Behaviour 15: 1-70 (1959).
- Tinbergen, N.: The evolution of animal communication - a critical examination of methods. Proc. Zool. Soc. London, pp. 1-6 (1962).
- Van Hooff, J.A.: The facial expression in higher primates. Symp. Zool. Soc. London 8: 97-125 (1962).
- Van Hooff, J.A.: The facial displays of the catarrhine monkeys and apes. In: Morris, Primate ethology, pp. 7-65 (Weidenfeld & Nicolson, London 1967).
- van Lawick-Goodall, J.: A preliminary report on expressive movements and communication in the Gombe Stream chimpanzees. In: Jay, Primates: studies in adaptation and variability, pp. 313-374 (Holt Rinehart & Winston, New York 1968).
- Van Schaik, C.P.: The ecology of Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): I. Cost and benefits of group living. Dissertation, Universität Utrecht (1985).
- Vogel, C.: Acoustical communication among free-ranging common Indian langurs (*Presbytis entellus*) in two different habitats of North India. Am. J. Phys. Anthropol. 38: 469-480 (1973)
- Vogel, C.: Soziale Organisationsformen bei catarrhinen Primaten. In: Kurth, Eibl-Eibesfeldt, Hominisation und Verhalten, pp. 159-200 (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1975 a).
- Vogel, C.: Praedispositionen bzw. Praeadaptationen der Primaten-Evolution im Hinblick auf die Hominisation. In: Kurth, Eibl-Eibesfeldt, Hominisation und Verhalten, pp. 1-31 (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1975 b).
- Vogel, C.: Ökologie, Lebensweise und Sozialverhalten der Grauen Languren in verschiedenen Biotopen Indiens. Fortschritte der Verhaltensforschung (Paul Parey, Berlin 1976)
- Waser, P.M.: The evolution of male loud calls among mangabeys and baboons. In: Snowdon, Brown, Petersen, Primate communication, pp. 117-143 (Cambridge University Press, Cambridge 1982).
- Waser, P.M.: Interactions among primate species. In: Smuts, Cheney, Seyfarth, Wrangham, Struhsaker, Primate Societies, pp. 210-226 (University of Chicago Press, Chicago 1987).

- Waser, P.M.; Waser, M.S.: Experimental studies of primate vocalization: specializations for long-distance propagation. *Z.Tierpsychol.* 43: 239-263 (1977).
- Washburn, S.L.; Jay, C.P.: Perspectives on human evolution (Holt Rinehart & Winston, New York 1968).
- Wheatley, B.P.: Feeding and ranging of East Bornean *Macaca fascicularis*. In: Lindburg, The macaques: studies in ecology, behavior and evolution, pp. 215-246 (Van Nostrand Reinhold, New York 1980).
- Whitehead, J.M.: Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Anim. Behav.* 35: 1615-1627 (1987).
- Whitten, A.J.; Whitten, J.E.: Preliminary observations of the Mentawai macaque on Siberut Island, Indonesia. *Int. J. Primatol.* 3: 445-459 (1982).
- Wiley, R.H.: The evolution of communication: information and manipulation. In: Halliday, Slater, Communication, pp. 156-189 (Blackwell Scientific Publications, Oxford 1983).
- Wiley, R.H.; Richards, D.G.: Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 69-94 (1978).
- Winter, P.: Social communication in the squirrel monkey. In: Rosenblum, Cooper, The squirrel monkey, pp. 235-253 (Academic Press, New York 1968).
- Winter, P.: The variability of peep and twit calls in captive squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Folia primatol.* 10: 204-215 (1969 a).
- Winter, P.: Dialects in squirrel monkeys: Vocalizations of the Roman arch type. *Folia primatol.* 10: 216-229 (1969 b).
- Wolfheim, J.H.: Primates of the world: distribution, abundance, and conservation (University of Washington Press, Seattle 1983).
- Yoshida, K.: Local and intertroop variability in ecology and social behavior of Common Indian langurs. In: Jay, Primates: studies in adaptation and variability, pp. 217-242 (Holt, Rinehart & Winston, New York 1968).

- Zeller, A.: Communication by sight and smell. In: Smuts, Cheney, Seyfarth, Wrangham, Struhsaker, Primate Societies, pp. 433-439 (University of Chicago Press, Chicago 1987).
- Zimmermann, E.: First record of ultrasound in two prosimian species. *Naturwissensch.* 68: 531-532 (1981).
- Zoloth, R.S.; Petersen, M.R.; Beecher, M.D.; Green, S.; Marler, P.; Moody, D.B.; Stebbins, W.: Species-specific perceptual processing of vocal sounds by Old World monkeys. *Science* 204: 870-873 (1979).

Anmerkung: Folgende Manuskripte wurden zur Publikation eingereicht:

- a) Hohmann, G.: Vocal communication in wild bonnet macaques (*Macaca radiata*). (eingereicht bei *Primates*).
- b) Hohmann, G.: Comparative study of vocal communication in two Asian leaf monkeys, *Presbytis johnii* and *Presbytis entellus*. (eingereicht bei *Folia primatologica*).

Seitenangaben zu Abbildungen und Tabellen:

	Seite		Seite
Abbildung: 1	11	Tabelle: 1	23
2	12	2	35
3	21	3	46/47
4	32	4	49
5	67	5	60/61
6	68	6	63
7	72	7	70
8	83	8	74
9	88	9	79
10	95	10	81
11	96	11	85
		12	87
I - XXI	170-190	13	91

Danksagung:

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. D. Ploog, ohne dessen großzügige Unterstützung und persönliches Engagement diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre. Herrn Prof. Dr. G. Neuweiler bin ich für die Betreuung der Arbeit, seine administrative Unterstützung bei der Vorbereitung und Durchführung der Freilanduntersuchungen sowie sein Interesse an diesem Projekt zu großem Dank verpflichtet. Bedanken möchte ich mich weiterhin bei den Mitarbeitern der Abteilung Verhaltensforschung, insbesondere bei Frau Dr. S. Hopf und Frau L. Vogl, für alle Hilfe, die mir bei der Realisierung dieses Projektes und während der Auswertung des Materials zuteil wurde.

Während der zweijährigen Tätigkeit in Indien war ich Gast am Centre for Ecological Sciences, Indian Institute of Science. Prof. Dr. M. Gadgil und seine Mitarbeiter Dr. S. Sukumar, Dr. R. Gadhakar, R. Daniels und A. Venkataraman gewährten mir in jeder Beziehung großzügige und engagierte Unterstützung.

Die Forstverwaltung von Tamil Nadu und Kerala erteilte die Erlaubnis zur Durchführung der Freilandarbeiten. Für wertvolle Informationen und technische Hilfeleistungen möchte ich R. Chellam, N. Kunhiraman, S. Menon, A. Raj, S. Ramachandra Raja, Dr. K. Sripati, Dr. N. Viswanathan, F.S. Wesley Sunderraj sowie meinen Begleitern Willy, Vayabree und Maanban herzlich danken. Finanzielle Unterstützung erfuhr das Projekt durch den DAAD, die Indische Regierung (Bildungsministerium) sowie die National Geographic Society (Grant 3353-86).

Lebenslauf:

- 1951 am 03.07. als Sohn des Diplomlandwirtes Gerhard Hohmann und der Kindergärtnerin Käthe Hohmann, geb. Lehmann in Bad Neustadt (Saale) geboren.
- 1958 - 1968 Besuch der allgemeinbildenden Oberschule Herrnhut.
- 1968 - 1970 Facharbeiterausbildung für Zootierpfleger im Zoologischen Garten Leipzig.
- 1970 - 1978 Berufsausübung im Zoologischen Garten Leipzig.
- 1972 - 1975 Besuch der Volkshochschule (Abendgymnasium) Leipzig, Abschluß mit Abitur.
- 1978 - 1984 Studium der Biologie an der Ludwig Maximilians Universität München, Abschluß mit Diplom.
- 1984 - 1985 Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Max-Planck-Institut für Psychiatrie, Abteilung Verhaltensforschung, München.
- 1985 - 1987 Forschungsaufenthalt in Indien als Stipendiat des DAAD zur Materialsammlung für die Promotion.
- 1987 - 1988 Doktorand am Max-Planck-Institut für Psychiatrie, Abteilung Verhaltensforschung.

A N H A N G

Abbildung I bis XXI

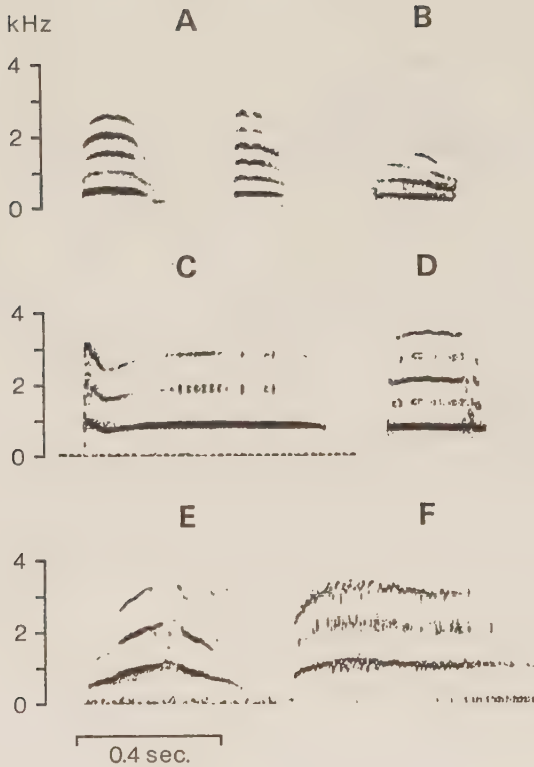


Abb. I: Tonale Kontaktlaute von *Macaca silenus* (MS) und *M. radiata* (MR): 'Contact whoo' (zwei Einzellaute) von MR (A) und MS (B); 'isolation whoo' eines juvenilen Weibchens von MR (C) und MS (D); 'long distance whoo' eines erwachsenen Weibchens von MR (E) bzw. juvenilen Männchens von MS (F).

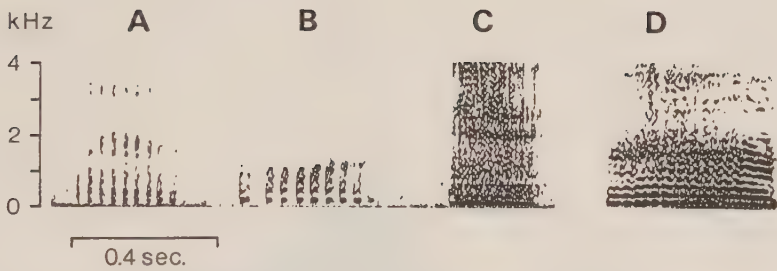


Abb. II: 'Threat rattle' (A), 'contact rattle' (B), 'growl' (C) und 'vibrato growl' (D). Alle Laute von *Macaca radiata*.

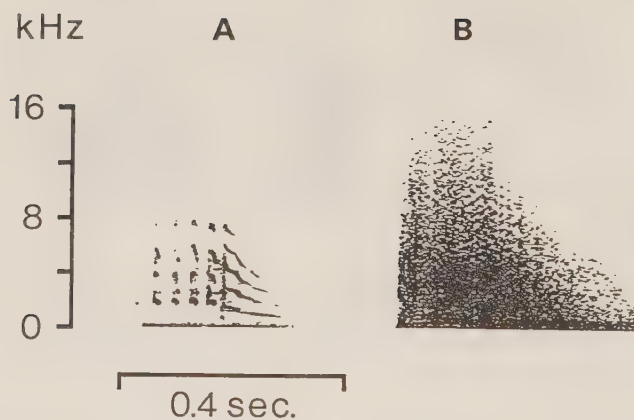


Abb. III: Warnlaut eines erwachsenen Weibchens von *Macaca radiata* (A) und *M. silenus* (B). Beide Laute wurden durch terrestrische Raubtiere (Wildhunde, Leopard) ausgelöst.

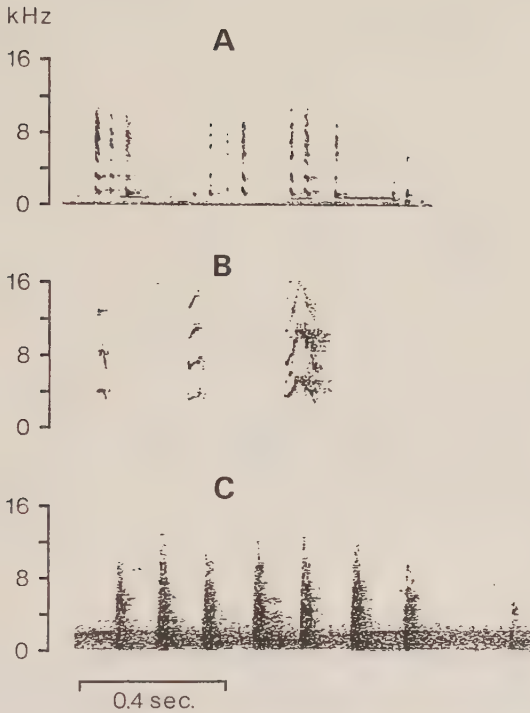


Abb. IV: Aus drei Phrasen bestehende Kopulationslautsequenz eines adulten Männchens von *Macaca radiata* (A); drei einzelne ♂-Kopulationslaute von *M. silenus* (B); eine aus 7 Einzellaute bestehende Kopulationslautphrase eines Weibchens der Art *Macaca silenus* (C).

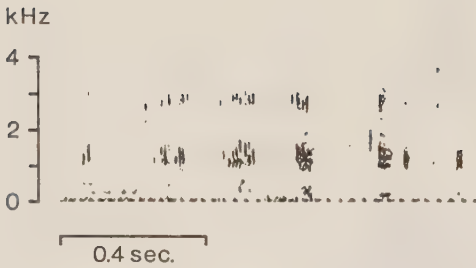


Abb. V: 'Mounting grunt' (Phrase) eines subadulten Männchens von *Macaca radiata* beim Aufreiten auf ein ranghöheres männliches Tier.

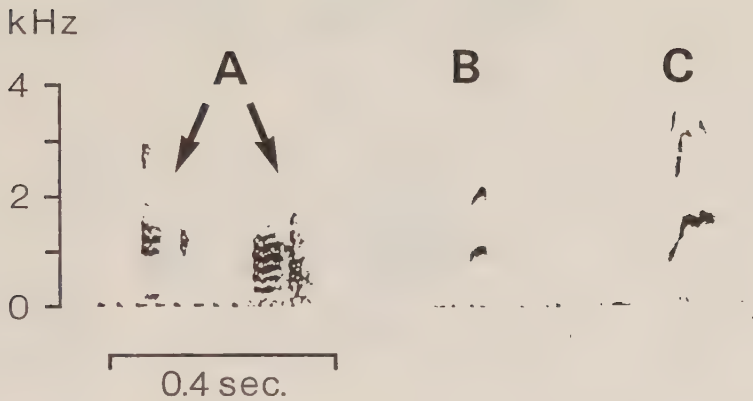


Abb. VI: Grußlaute (greeting) von *Macaca radiata* (A, links) bzw. *M.silenus* (A, rechts); 'cluck' (B) und 'whistle' (C) von *M.radiata*.



Abb. VII: Zeitgetreue Darstellung einer aus 11 zweisilbigen Einzellauten bestehenden Distanzlaut-Phrase eines adulten Männchens von *M. silenus* (e= Exhalation, i= Inhalation).

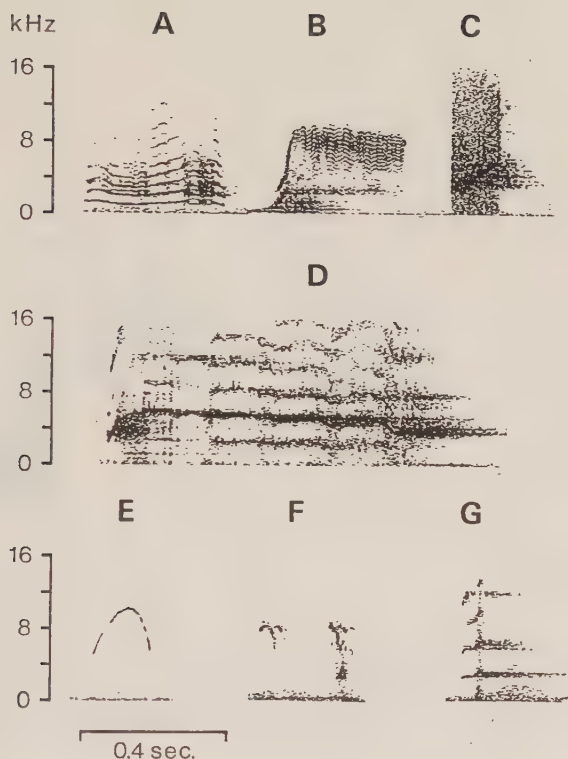


Abb. VIII: Geräuschhafte und tonale Schreilaute von *Macaca radiata* (MR) bzw. *M. silenus* (MS): 'Squeal' (A), 'undulated scream' (B), 'nontonal scream' (C) und 'arched scream' (E) von MR; 'shriek' (D), 'twit' (F) und 'squeak' (G) von MS.

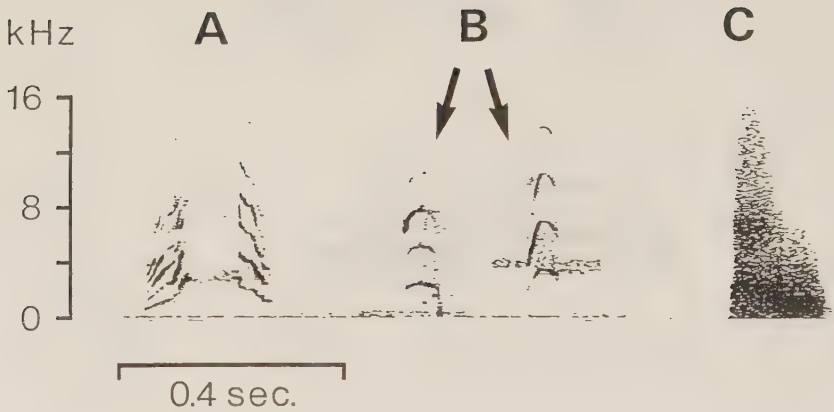


Abb. IX: Aversivlaute: Gedehnter, zweisilbiger 'chuckle' von *Macaca radiata* (A); 'yap' von *M.silenus* (B, links) und *M.radiata* (B, rechts); geräuschhafter, einsilbiger Bell-Laut ('bark') von *M.silenus* (C).

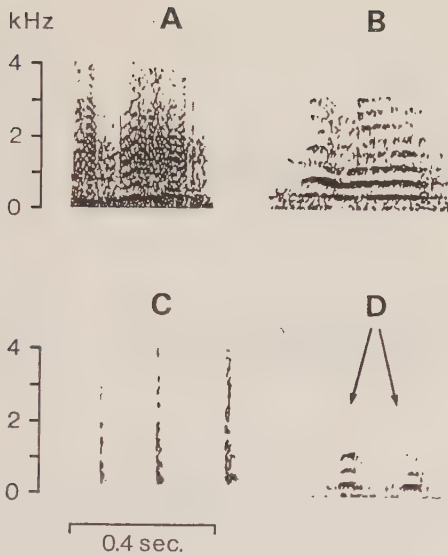


Abb. X: Kinderlaute: 'Milk grumble' (A) und 'weeping' (B) von *Macaca silenus*; 'sneeze' (3 Einzel-Laute) von *M. radiata* (C); 'babble' von *M. radiata* (D, links) und *M. silenus* (D, rechts).

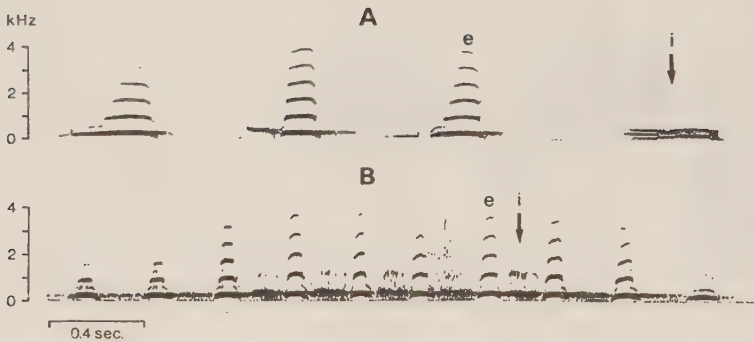


Abb. XI: Distanzrufe von Presbytis: Eine aus 4 einsilbigen Einzellauten bestehende Distanzruf-Phrase von Presbytis entellus (A). Fragment einer aus 10 zweisilbigen Einzellauten bestehenden Distanzlaut-Phrase (Initial-Phrase) von P.johnii (B). e= Exhalation; i= Inhalation.

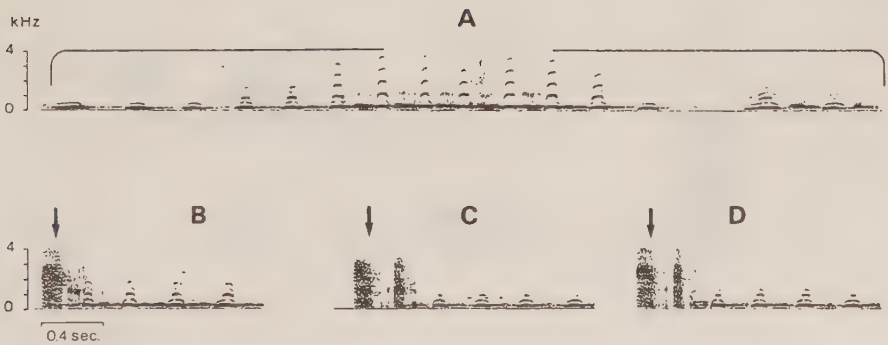


Abb. XII: Komplette Distanzlaut-Sequenz von *Presbytis johnii*: Die erste Phrase (A) setzt sich aus 15 zweisilbigen, tonalen 'whoops' zusammen (=Initial-Phrase). Die drei Folge-Phrasen (B-D) bestehen aus geräuschhaften Bell-Lauten (Pfeile) und tonalen 'whoops'. Die Intervalle zwischen den einzelnen Phrasen wurden gekürzt.

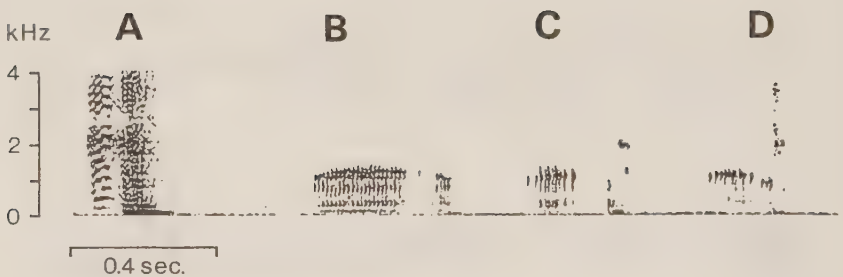


Abb. XIII: Zweisilbige, geräuschhafte Bell-Laute: 'Cough bark' von *Presbytis johnii* (A); drei 'grunt barks' von *P. entellus* (B-D). Die drei 'grunt barks' stammen alle vom gleichen Tier (adultes Männchen) und aus ein und derselben Lautsequenz. Die in B noch gedehnte Anfangssilbe ist in den folgenden Lauten (C und D) stark verkürzt, der Frequenzumfang (Bandbreite) der zweiten Silbe (folgt auf das Intervall) nimmt von B nach D sukzessive zu.

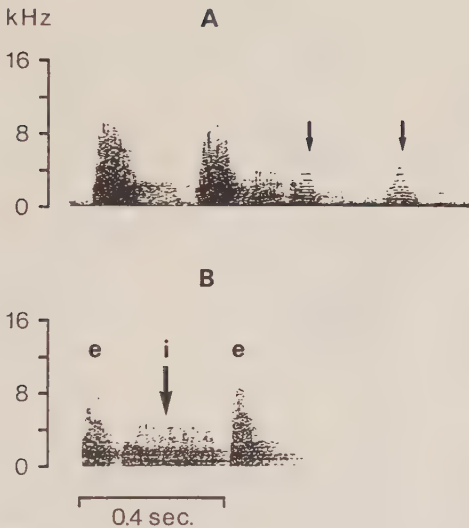


Abb. XIV: Warnlaute männlicher Languren: Zeitgetreue Abbildung einer aus zwei einsilbigen 'harsh barks' und zwei tonalen 'whoops' (Pfeil) bestehenden Warnlaut-Sequenz von *Presbytis johnii* (A). Die im Anschluß an die Bell-Laute auftretende Markierung im Sonagramm (zwischen 0 und 4 kHz) ist auf Hintergrundrauschen zurückzuführen. Dreisilbige Warnlaute von *P. entellus* (B). Der Laut besteht aus zwei Exhalations-(e) und einer Inhalations-Silbe (i). Beide Laute (A und B) wurden durch Leoparden ausgelöst.

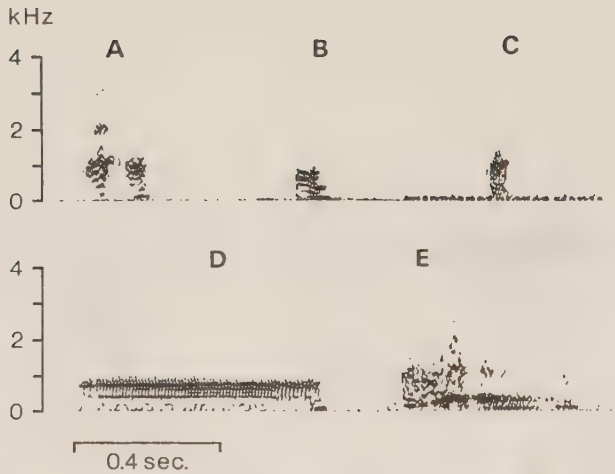


Abb. XV: Zweisilbiger 'grunt' (A) und einsilbiger 'grunt' (B) von *Presbytis entellus*; einsilbiger 'grunt' von *P. johnii* (C); gedehnter 'honk' von *P. entellus* (D), 'ho-ho' (sonores Grunzen) von *P. johnii* (E).

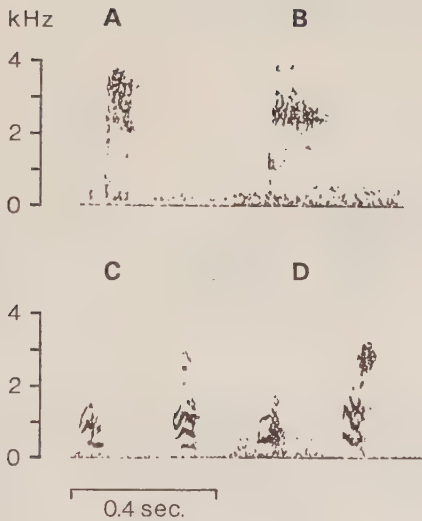


Abb. XVI: Keuchlaute (cough) von erwachsenen Weibchen der Art *Presbytis johnii* (A) bzw. *P.entellus* (B).
Je zwei 'hiccups' von *P.entellus* (C) und *P.johnii* (D).
Bei *P.entellus* wurden die Laute durch eine herannahende Nachbargruppe, bei *P.johnii* durch ein Rudel Wildhunde ausgelöst.

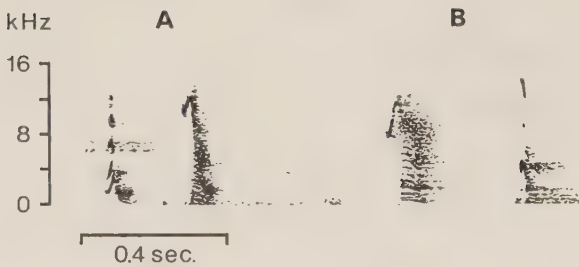


Abb. XVII: Alarmlaut jugendlicher und weiblicher Languren: (A) Juveniles Männchen (links) und adultes Weibchen (rechts) von *Presbytis johnii*; (B) adultes Weibchen von *Presbytis entellus* gegen Wildhunde (links) und gegen angreifendes Männchen aus der Nachbargruppe.

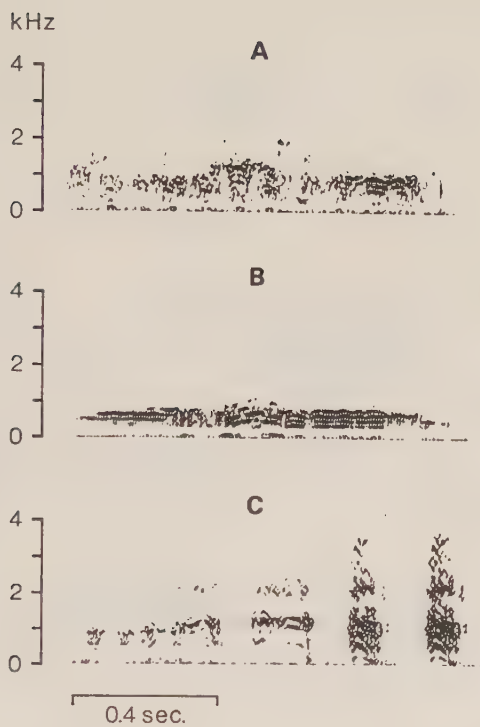


Abb. XVIII: 'Rumble' von *Presbytis johnii* (A) und *P. entellus* (B); 'rumble scream' von *P. entellus* (C).

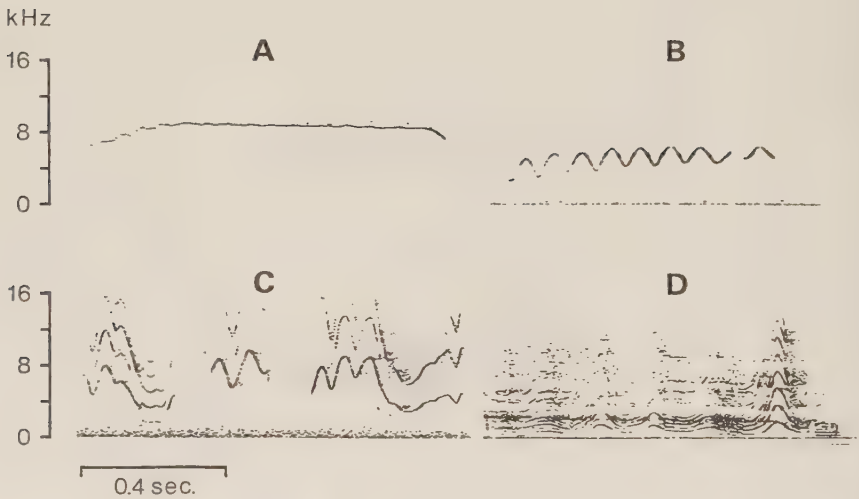


Abb. XIX: Tonale Kontaktlaute der Languren: 'Isolation peep' von *Presbytis entellus* (A); 'warble' (B), 'whistle' (C) und 'contact tremolo' (D) von *P. johnii*.

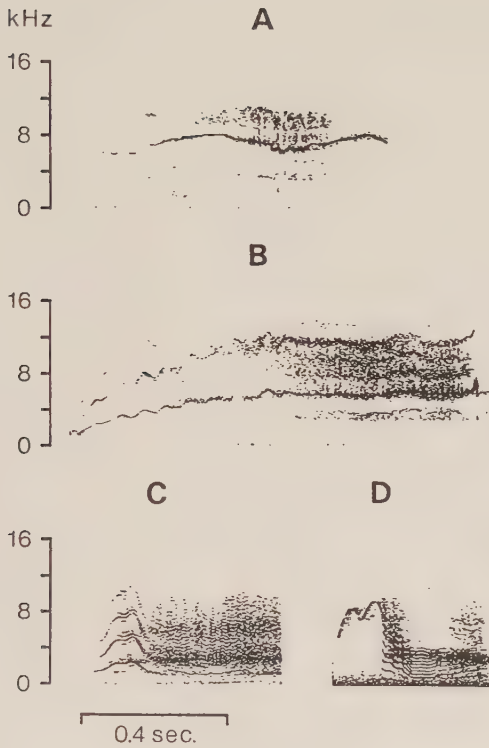


Abb. XX: Schrei- und Protest-Laute: 'Squeal' (A) und 'shriek' (B) von *Presbytis entellus*; 'whailing' von *P. entellus* (C) und *P. johnii* (D).

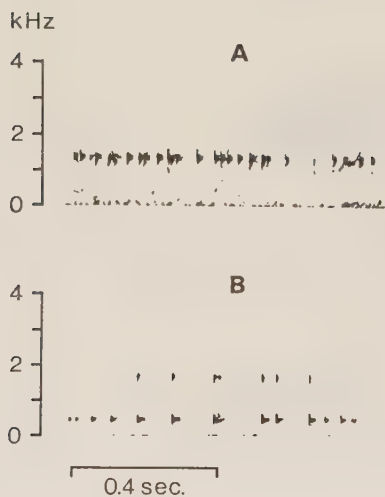


Abb. XXI: Agonistisches Zähneknirschen (teeth grinding) erwachsener Männchen: (A) *Presbytis johnii*, (B) *P. entellus*.

